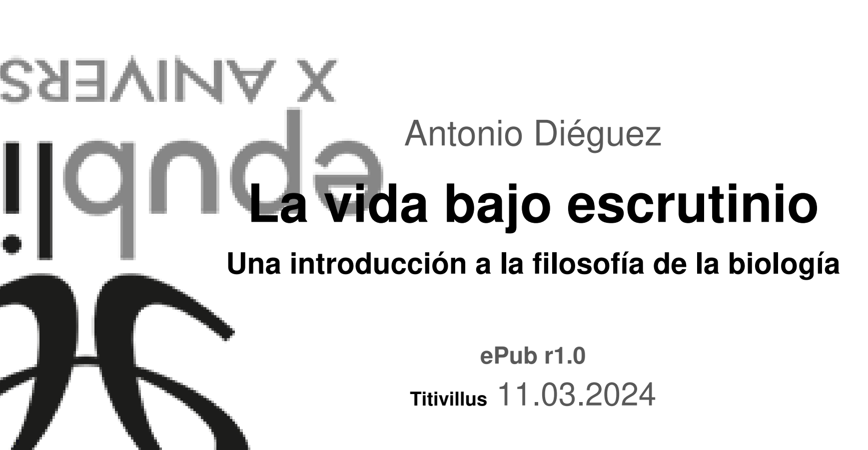

Antonio Diéguez
LA VIDA BAJO ESCRUTINIO
Una introducción a la filosofía de la biología

La biología es hoy sin duda una ciencia que despierta un interés creciente entre los ciudadanos y ocupa, en comparación con otras ciencias, una atención destacada en los medios de comunicación. Ello se debe en buena medida tanto al impacto cultural de algunas de sus propuestas teóricas, particularmente la teoría darwinista de la evolución, como a los enormes beneficios y perjuicios potenciales que parecen seguirse de sus aplicaciones tecnológicas, muy en especial en el campo de la ingeniería genética. No es de extrañar, por ello, que desde hace unas décadas la filosofía haya sentido con especial fuerza la necesidad de reflexionar sobre las peculiaridades metodológicas, conceptuales y prácticas de la biología como ciencia. Las preguntas planteadas dentro de este ámbito emergente de la filosofía de la biología no pueden ser de mayor relevancia: ¿qué es la vida?, ¿qué son los genes?, ¿hasta dónde influyen éstos en nuestra conducta?, ¿en qué consiste exactamente la selección natural?, ¿sobre qué entidades actúa?, ¿es la única explicación válida de la evolución?, ¿es incompatible su aceptación con el mantenimiento de la creencia en Dios?, ¿cuál es su estatus científico?, ¿podrá la ciencia alguna vez explicar todo lo relevante del ser humano y de los demás seres vivos acudiendo sólo a principios fisicoquímicos?, ¿cómo encaja la mente en todo este paisaje evolutivo? Este libro pretende ofrecer una muestra significativa de las principales respuestas que se han dado recientemente a esas preguntas y de los argumentos que las sustentan.



Antonio Diéguez

La vida bajo escrutinio

Una introducción a la filosofía de la biología

ePub r1.0

Titivillus 11.03.2024

Título original: *La vida bajo escrutinio*
Antonio Diéguez, 2012

Editor digital: Titivillus
ePub base r2.1



Índice de contenido

Introducción

Esto en realidad no iba a ser un libro. Quiero decir que no comenzó con el propósito explícito de convertirse en tal. Sus inicios no fueron más que el limitado y personal intento de asentar en mi mente algunas ideas y conceptos que venían interesándome desde que hace unos años decidí que la biología, dada su importancia creciente en nuestra vida cotidiana a través de las biotecnologías, su fascinante capacidad explicativa y su enorme riqueza metodológica, iba a ser el centro de mi atención profesional como filósofo de la ciencia. El empujón definitivo para su redacción en forma de libro lo dio el hecho de que desde el año 2002 hube de impartir docencia en filosofía de la biología, una asignatura de corta existencia aún en los planes de estudio universitarios y que carecía —con alguna que otra contada excepción— de libros introductorios en español. Me vi pues en la necesidad de revisar y analizar con especial detenimiento los tópicos centrales de este campo disciplinar para poder transmitirlos a mis alumnos en la forma más accesible para ellos. No tardé mucho en comprender, a medida que redactaba lo que después sería el embrión de los capítulos aquí recogidos, que mi bagaje previo en filosofía de la ciencia no me había preparado para muchas de las cuestiones que se plantean dentro de este ámbito y que, en lo fundamental, mis incursiones en la biología tampoco se habían internado por esos vericuetos teóricos. Pero esa misma era la situación de mis estudiantes, provenientes casi mitad por mitad de la titulación de filosofía y de la titulación de biología. Ni sus estudios previos de filosofía, ni los de biología les habían formado en estas cuestiones, aun cuando todos ellos, y especialmente los

provenientes de la biología, se habían interesado por algunas de ellas con anterioridad. Siendo así —pensé—, ¿por qué no ahorrarles buena parte de los esfuerzos que yo había tenido que realizar para conseguir una comprensión de las interesantes, pero a veces sutiles, cuestiones filosóficas que han suscitado los avances de la biología a lo largo del presente y del pasado siglo? Fue de este modo como lo que no iban a ser más que unas notas de clase para uso privado acabó, tras diversas reelaboraciones y ampliaciones, convirtiéndose en este libro, que pretende recoger, en un tono introductorio y en ocasiones inevitablemente abocetado, los temas centrales de la filosofía de la biología en el momento presente. Creo ahora, terminada la tarea, que el esfuerzo ha merecido la pena, porque no son sólo mis alumnos o los alumnos de la citada asignatura los que pueden encontrar provecho en estas páginas. La filosofía de la biología es una disciplina en rápido crecimiento. Sé por experiencia que, además de los estudiantes de filosofía o los de biología, son muy variadas las personas que encuentran interés en ella. Los resultados obtenidos en las últimas décadas por diversas ramas de la biología y por las tecnologías asociadas han llamado la atención del público hacia las peculiaridades de estas disciplinas, tan diferentes en ocasiones en sus métodos y modos de argumentación de los que la física nos tenía acostumbrados. Se trata, al fin y al cabo, de contestar a preguntas que a todos nos han interesado alguna vez: ¿qué es la vida?, ¿qué son los genes?, ¿influyen éstos en nuestra conducta?, ¿en qué consiste exactamente la evolución por selección natural?, ¿es incompatible su aceptación con el mantenimiento de la creencia en Dios?, ¿podrá la ciencia alguna vez explicar todo lo relevante del ser humano y de los demás seres vivos acudiendo sólo a principios fisicoquímicos?, ¿cómo encaja en todo esto la mente humana?, etc. Los problemas son, como puede verse, tan acuciantes e inevitables que los propios biólogos profesionales han sido un grupo bastante concernido al respecto, y han indagado, según iremos viendo, de forma profusa y profunda sobre diversos asuntos filosóficos y metodológicos relacionados con su ciencia. Pero estas reflexiones de biólogos y filósofos no han tenido aún la difusión que merecen, particularmente en el mundo cultural de habla hispana, y ello a pesar de que algunos de los más prestigiosos autores han realizado una parte sustancial de sus contribuciones en nuestro

idioma. Por ello, este libro ha sido escrito con el objetivo —que espero haber logrado en buena medida— de estar también al alcance del no-especialista. Presupone únicamente unos conocimientos básicos de biología y unos conocimientos aún más básicos de filosofía. Conocimientos, en definitiva, que el lector culto ha adquirido ya en su formación o puede adquirir sin especiales dificultades. El glosario que aparece al final del libro servirá sin duda como orientación y ayuda en ese empeño.

Algo que quizás llame la atención del lector informado es la gran extensión que se concede a la biología evolucionista frente a otras ramas importantísismas de la biología actual, como la biología molecular, la biología celular, la biología del desarrollo, la ecología, la fisiología, la neurología, etc. La explicación de este hecho es muy simple: hasta la fecha han sido la teoría de la evolución y los problemas asociados con ella los que más debate filosófico han generado, y, tratándose de un libro introductorio, este hecho no tenía más remedio que quedar reflejado. No es realista pretender ser exhaustivos en un libro de este tipo; había que seleccionar. Y si algo no podía descuidarse de ningún modo era una presentación clara de la teoría de Darwin y una respuesta adecuada a las críticas principales que dicha teoría ha recibido desde dentro de la biología y desde fuera de ella. Incluso en este asunto, el presente libro está lejos de ser exhaustivo. Ha quedado fuera, probablemente de forma injusta, una consideración detenida de las ideas de los biólogos Stuart Kauffman y Brian Goodwin acerca de las capacidades autoorganizativas de los sistemas complejos. Esta ausencia debe atribuirse más a las limitaciones del que esto escribe que a la importancia filosófica de este desafío teórico a la ortodoxia darwinista. La situación de predominio casi absoluto de la teoría de la evolución en la filosofía de la biología está, por otra parte, comenzando a cambiar en los últimos años. La filosofía de la biología molecular, la filosofía de la biología del desarrollo y la filosofía de la ecología están generando una atención creciente entre los especialistas y han dado lugar ya a obras muy apreciables. Si bien la filosofía de la ecología, pese a su interés indudable, no ha podido ser finalmente incluida, he intentado recoger en algunos de los capítulos cuestiones filosóficas centrales suscitadas por estas subdisciplinas biológicas. Así, el capítulo 11, dedicado al concepto

de gen, y parte del capítulo 8, dedicado al reduccionismo, se ocupan de problemas filosóficos relacionados con la biología molecular y la bioquímica; y el capítulo 3 presenta muy brevemente algunas de las cuestiones suscitadas por la biología del desarrollo. En todo caso, esta desigual distribución de temas constituye una elección extendida en los textos introductorios a la filosofía de la biología que se han publicado hasta el momento en lengua inglesa[1].

Estoy especialmente agradecido por la ayuda prestada en la confección de todo este trabajo a José María González Donoso, Miguel Ángel Medina Torres y Ramón Muñoz-Chápuli, catedráticos los tres de diferentes especialidades de la biología en la Universidad de Málaga. Ellos hicieron revisiones cuidadosas de partes del texto y me ayudaron a evitar algunos errores de diverso calibre. Por supuesto, los errores o confusiones que hayan podido permanecer no les son imputables. Carlos Castrodeza leyó todo el texto e hizo observaciones muy pertinentes, encaminadas a la ampliación o matización de algunos temas. Como siempre, acertó en sus consejos, si bien algunos de ellos no pudieron ser atendidos como me hubiera gustado por encontrarse el libro en puertas de su publicación. También le estoy agradecido a Eugenio Andrade, Juan Ramón Álvarez, José María Atencia, Vicente Claramonte, José A. Diez Calzada, Arantza Etxeberría, Peter Godfrey-Smith, Raúl Gutierrez Lombardo, José María Herrera, Andoni Ibarra, Philip Kitcher, Jorge Enrique Linares, Pablo Lorenzano, Jorge Martínez Contreras, Maximiliano Martínez, Pascual Martínez Freire, Alfredo Marcos, Alvaro Moreno, Ilkka Niiniluoto, Ignacio Núñez de Castro, José Luis Luján, León Olivé, Paul Palmsqvit, Ana Rosa Pérez Ransanz, Miquel de Renzi, Alejandro Rosas, José Sanmartín, Jon Umerez, Nicanor Ursúa y Jesús Zamora Bonilla por las provechosas conversaciones que he mantenido con ellos a lo largo de los últimos años —con unos desafortunadamente sólo de forma esporádica, con otros de forma asidua acerca de diferentes cuestiones de la filosofía de la biología o de la filosofía de la ciencia en general—. Esas conversaciones me ayudaron a precisar la expresión de las ideas aquí expuestas y a completar aspectos que había descuidado en un primer momento. Merecen una mención muy especial los alumnos que he tenido a lo largo de estos últimos años en la asignatura de

filosofía de la biología, que he impartido en la Universidad de Málaga. Ellos me han servido siempre de estímulo intelectual y, con sus comentarios, preguntas y agudas observaciones, han contribuido sin lugar a dudas a que mis conocimientos mejoren, y no sólo sobre estos temas. Son muchos para nombrarlos aquí, pero ellos saben quiénes son.

Algunas de las partes del libro han sido elaboradas a partir de material previamente publicado. El capítulo 1 apareció, con algunas diferencias, en el número 132 (2011) de la revista *Encuentros en la Biología*, que edita la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga. Una versión ligeramente distinta del capítulo 2 apareció en el número 1 (2008) de la revista electrónica *Artefactos*, publicada por la Universidad de Salamanca. Asimismo, partes del capítulo 4 y del capítulo 6 fueron publicadas bajo el título de «Popper como filósofo de la biología» en el libro editado por Wenceslao J. González titulado *Karl Popper: revisión de su legado* (2004). El parágrafo 5 del capítulo 10 es un desarrollo de una parte de lo sostenido en mi artículo «Realismo y antirrealismo en la filosofía de la biología», publicado en *Ludus Vitalis*, vol. 13, n.º 23, pp. 49-71. Finalmente, el parágrafo 4 del capítulo 12 utiliza algunas cosas dichas en mi libro *La evolución del conocimiento. De la mente animal a la mente humana* (2011).

1
¿Qué es la filosofía de la biología?

1.1. Los orígenes de la filosofía de la biología

La filosofía de la biología es la rama de la filosofía de la ciencia que toma a la biología como objeto de análisis, en especial sus procedimientos metodológicos, sus peculiaridades explicativas y sus problemas conceptuales. Podemos encontrar antecedentes interesantes de esta disciplina en las reflexiones de Aristóteles sobre los seres vivos, o en las obras de filósofos y biólogos de importancia histórica, como el conde de Buffon, Immanuel Kant, los *Naturphilosophen* del romanticismo alemán, George Cuvier, Etienne Geofroy Saint-Hilaire, Charles Lyell, William Whewell, y muy en especial Charles Darwin (cf. Grene y Depew 2004). Pero su historia como campo de estudio con cierta autonomía y relevancia académica es relativamente reciente.

En efecto, la filosofía de la ciencia, pese a hacer referencia en su designación de forma genérica a cualquier disciplina científica, estuvo centrada a lo largo de casi todo el siglo XX —lo que es tanto como decir a lo largo de casi toda su existencia— en el estudio de la física. Hace ya bastantes décadas que el biólogo Ernst Mayr se quejaba de esa situación:

> Tengo en mis estanterías cinco o seis volúmenes que incluyen en su título el rótulo engañoso de «filosofía de la ciencia». El hecho real es que todos estos volúmenes son de filosofía de la física. Muchos físicos y filósofos suponen ingenuamente que lo que se aplica a la física se aplicará igualmente a cualquier rama de la ciencia. Desafortunadamente, muchas de las generalizaciones realizadas en esas filosofías de la física son irrelevantes para la biología. Y lo que es más importante, muchas de las generalizaciones derivadas de las ciencias físicas, y que constituyen la base de la filosofía de la ciencia, sencillamente no son verdaderas aplicadas a los fenómenos

> biológicos. Finalmente, muchos fenómenos y descubrimientos de las ciencias biológicas no tienen equivalente en las ciencias físicas y son, por tanto, omitidos por los filósofos de la ciencia que se basan en la física. (Mayr 1949, citado por Bartley III, 1987, p. 8(1)).

El despliegue de la filosofía de la biología ha significado un cambio en las cuestiones que ocuparon la agenda intelectual de la filosofía de la ciencia centrada en la física. Las cuestiones dominantes en ella no son ya la de la especificidad del método científico frente a otras formas de obtener conocimiento, la de la racionalidad del cambio de teorías, la de las características distintivas de las teorías científicas, en especial su estructura formal. Su interés indagatorio se ha centrado en cuestiones más concretas, pero muy ligadas a la propia investigación biológica, como por ejemplo la dilucidación del concepto de especie o del concepto de adaptación, la discusión sobre la posibilidad de un progreso a través del cambio evolutivo, la determinación de las unidades o niveles sobre los cuales actúa la selección natural, o el problema de validez científica de la sociobiología. No obstante, ha tenido también como propias algunas preocupaciones de carácter general y con repercusiones en otras disciplinas científicas, como son el ya clásico problema del papel del azar frente a la necesidad en la evolución de la vida, el de la legitimidad del reduccionismo, el de la cientificidad de las explicaciones funcionales o teleológicas, el del significado de los términos «información», «código», «mensaje», «traducción» y otros afines cuando se utilizan en genética, o el del origen evolutivo de la mente y de la conducta moral. En este libro hemos hecho una selección de las cuestiones que nos parecen imprescindibles para el que desee introducirse en este ámbito disciplinar, pero no podemos dejar de decir que algunas de las que han quedado fuera, como las relacionadas con la noción de información en genética o el origen evolutivo de la moral, pertenecen al debate más vivo en la actualidad.

Una de las razones que han sido citadas (cf. Rosenberg 1994, p. 8) como fuente del interés que ha despertado la filosofía de la biología en los últimos años es que el propio desarrollo de la biología ha sido muy útil para desmontar algunos de los tópicos filosóficos prevalecientes acerca de la ciencia. La biología, en

efecto, se presenta en la actualidad como una ciencia madura, sin complejos epistemológicos frente a la física o a la química, y, sin embargo, su estructura teórica y sus métodos parecen muy distintos de los de esas ciencias, particularmente de los de la física.

Los avances de la biología en el siglo XX han sido tan espectaculares como los de la física, y se puede decir que, desde hace unas décadas, se ha convertido en la ciencia estrella para los medios de comunicación y para el público en general, sustituyendo en ese papel a esta última. Estos logros se resumen en dos de la máxima importancia. Por un lado, el desarrollo en torno a los años 20 y 30 de la Teoría Sintética de la evolución, que integra la genética mendeliana y el darwinismo, y que ha proporcionado a la biología un sólido armazón teórico y conceptual, cuya utilidad se ha extendido a otras disciplinas, convirtiéndose en uno de los resortes explicativos más poderosos de la ciencia actual. Por otro lado, el descubrimiento en 1953, por parte de James Watson y Francis Crick, de la estructura molecular del ADN, el cual abrió las puertas a rápidos avances teóricos, empíricos y prácticos, y dio carta de naturaleza a la biología molecular como ciencia biológica fundamental. Como suele ocurrir en casos parecidos en la historia de la ciencia, estos avances han generado problemas conceptuales y metodológicos de relevancia no sólo para el biólogo, sino también para el filósofo.

Es particularmente destacable en el modo en que ha venido desarrollándose desde entonces la filosofía de la biología el hecho de que en ella se haya dado una colaboración entre filósofos y científicos mucho mayor de la que hubo en décadas pasadas en la filosofía de la ciencia centrada en la física. No es infrecuente que los biólogos publiquen en las revistas de esta especialidad, e incluso se han escrito algunos trabajos muy significativos de autoría conjunta en los que los autores provenían del campo de la biología y del de la filosofía. Eso no significa que los asuntos tratados por la filosofía de la biología sean más científicos que los problemas anteriores o que los filósofos de la biología pretendan hacer biología como si fueran científicos. Se trata más bien de que determinados problemas de la propia biología son susceptibles de un enfoque interdisciplinar en el que las herramientas analíticas y conceptuales del filósofo han mostrado ser de gran utilidad. Podría decirse que esos problemas

son aún tan biológicos como filosóficos. Esto, claro está, exige del filósofo de la biología una cierta formación científica y no meramente histórica o sociológica (cf. Callebaut 1993, pp. 239 y ss.). Bien es verdad que también los grandes filósofos de la ciencia que se centraron en la física han sido personas con amplios conocimientos en el campo de la física o de las matemáticas.

Entre la década de los 30 y la de los 50 del siglo XX se publicaron en las revistas más importantes dedicadas a la filosofía de la ciencia más de un centenar de artículos sobre filosofía de la biología, lo que representa un 9% del total de los artículos aparecidos en dichas revistas (cf. Byron 2007). Dado este escaso porcentaje, no es de extrañar que su impacto global no fuera destacable. La idea extendida en aquel momento era que la biología no aportaba nada importante desde un punto de vista lógico-metodológico y que más bien debía someterse ella al modelo ofrecido por la física en vistas a la consecución de una futura ciencia unificada. De modo que puede decirse que las primeras obras de amplia difusión e impacto sobre los problemas filosóficos de la biología datan de finales de los 60 y principios de los 70, época en la que la Teoría Sintética comenzó a ser criticada por algunos biólogos como Stephen Jay Gould y Niles Eldredge, y época en la que el empirismo lógico, con su pretensión reduccionista, había perdido ya el dominio absoluto del campo de la filosofía de la ciencia. No es fácil establecer una relación directa entre estos acontecimientos. Pero, añadidos al despliegue de la biología molecular y de las biotecnologías, producido también por esos años, proporcionan buenas razones para explicar el creciente interés por la biología en ese momento por parte de los filósofos.

Dos tratados pioneros de filosofía de la biología fueron el de Michael Ruse (*Philosophy of Biology*, London: Hutchinson, 1973) y el de David L. Hull (*Philosophy of Biological Science*, Englewood Cliffs, N. J.: Prentice Hall, 1974). Y es en los años 80 cuando la filosofía de la biología se constituye como una rama claramente diferenciada y académicamente establecida de la filosofía de la ciencia, creándose en esa década y en la siguiente las principales revistas especializadas, como *Biology and Philosophy*, fundada en 1986, *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, que comenzó a publicarse en 1998 y *Ludus*

vitalis, que lo hizo en 1993 y publica buena parte de sus artículos en español (se edita en México).

La enumeración de las cuestiones centrales que han ocupado hasta el momento a la filosofía de la biología es útil para mostrar el interés que esta disciplina puede tener tanto para los filósofos como para los biólogos. Podemos preguntarnos en primer lugar qué provecho puede sacar la filosofía del estudio de los problemas suscitados en este campo. La respuesta más clara es que la filosofía de la biología ha permitido proporcionar nuevos y enriquecedores enfoques al estudio de viejas cuestiones filosóficas. Tal es el caso, por ejemplo, de problemas como el del determinismo frente al libre albedrío, el del papel del azar en la naturaleza, el de si cabe atribuir a ciertos procesos naturales una dirección hacia un fin, o el de las bases biológicas de la cognición y del comportamiento moral. En este sentido la filosofía de la biología no se limita a ser una disciplina metacientífica, sino que usa datos y teorías de la biología para obtener nuevas respuestas a preguntas filosóficas de larga data. Procediendo de este modo, se compromete con lo que en filosofía se denomina «enfoque naturalista». El enfoque naturalista consiste básicamente en propiciar el acercamiento entre la ciencia y la filosofía mostrando que los resultados y los métodos de las diversas ciencias son relevantes para el planteamiento de problemas filosóficos, ya que, en última instancia, la ciencia y la filosofía formarían un continuo en el que no pueden trazarse fronteras precisas.

Por otro lado, si nos preguntamos qué provecho puede sacar la biología de todo esto, no resulta demasiado difícil encontrar algunas respuestas. La biología, de hecho, ya se está beneficiando de los análisis que se han llevado a cabo en los últimos años de conceptos como «gen», «especie», «eficacia biológica (*fitness*)», «adaptación», «individuo», «información», «nicho ecológico», «función», «mecanismo», «complejidad», «biodiversidad». Estos análisis han ayudado a mostrar ambigüedades y polisemias en el uso de dichos conceptos y algunas formas de evitarlas. Asimismo han contribuido a dilucidar cuál es el potencial explicativo de esos conceptos y a señalar los prejuicios históricos y filosóficos que arrastran en ocasiones. Aunque obviamente la clarificación de tales conceptos no es tarea exclusiva de la filosofía, sino que dentro de las diversas

subdisciplinas biológicas los propios biólogos han realizado buena parte de esa labor, lo cierto es que el conocimiento de la filosofía, así como cierto dominio de sus herramientas analíticas, ha sido, y a buen seguro seguirá siendo, de gran utilidad. Por otra parte, hay ciertos aspectos de esta elucidación que son inevitablemente filosóficos, como por ejemplo el trazar una distinción precisa entre clases e individuos para a continuación determinar si las especies biológicas son lo uno o lo otro. La biología también puede beneficiarse de la discusión de problemas empírico/conceptuales, como el problema de las unidades de la selección, el de la posibilidad de reducción de las explicaciones biológicas a explicaciones pertenecientes a la biología molecular, a la bioquímica o a la genética, el de la explicación de la conducta altruista, o el de en qué medida las ideas recientes en biología del desarrollo son integrables o no en la Teoría Sintética de la evolución. A esto hay que añadir el interés que puede tener para el biólogo profesional la dilucidación de las características propias de la biología como ciencia, así como de la estructura lógica y del grado de contrastabilidad de sus teorías, muy en especial de la teoría de la evolución. Cuando los filósofos de la biología (ya provengan del campo de la biología o del de la filosofía) se han ocupado de estos asuntos, su contribución ha servido en diversas ocasiones para el propio avance teórico de la biología.

Algunos autores relevantes en la filosofía de la biología:

biólogos
Pere Alberch
Francisco J. Ayala
Sean B. Carroll
Francis Crick
Charles Darwin
Richard Dawkins
Theodosius Dobzhansky
Niles Eldredge
Brian Goodwin
John B. S. Haldane
William Hamilton
Stephen Jay Gould
Francois Jacob
Stuart Kauffman

filósofos
Aristóteles
John Beatty
William Bechtel
Robert Brandon
Richard Burian
Daniel Dennett
David Depew
John Dupre
Marc Ereshefsky
Evelyn Fox Keller
Jean Gayon
Michael Ghiselin
Peter Godfrey-Smith
Maijorie Grene

Marc Kirschner
Richard Lewontin
Konrad Lorenz
Lynn Margulis
Humberto Maturana
John Maynard Smith
Ernst Mayr
Daniel W. McShea
Jacques Monod
Steven Rose
Georg Gaylord Simpson
Eörs Szathmàry
Francisco Valera
Leigh van Valen
Conrad H. Waddington
James Watson
David. S. Wilson
Edward O. Wilson
George C. Williams
Franz Wuketits

Paul E. Griffiths
David Hull
Philip Kitcher
Elisabeth Lloyd
Ruth Millikan
Sandra Mitchell
Karen Neander
Samir Okasha
Alexander Rosenberg
Michael Ruse
Sahotra Sarkar
Timothy Shanahan
Elliott Sober
David Stamos
Kyle Stanford
Kim Sterelny
Gerhard Vollmer
C. Kenneth Waters
Marcel Weber
William Wimsatt

1.2. La biología como ciencia

«Todos los volúmenes recientes sobre filosofía de la biología —escribe Ernst Mayr (1988, p. 8)— comienzan con la pregunta: ¿Cuál es la posición de la biología en el conjunto de las ciencias?». Nosotros no hemos comenzado con esa pregunta, pero tampoco podemos eludirla, ya que se trata ciertamente de una cuestión fundamental. Para ser más precisos, el asunto suele plantearse del siguiente modo: ¿Es la biología una ciencia similar a la física o posee características propias que resultan ajenas a otras ciencias naturales?

Son varias las diferencias, tanto metodológicas como estructurales y conceptuales, que suelen señalarse en la biología con respecto a la física y a la química. Las más repetidas son las siguientes:

(1) No hay leyes en biología, en especial no hay leyes de la evolución (tesis de la contingencia evolutiva).

(2) En muchas áreas de la biología (paleontología, sistemática, etc.) no es posible la experimentación y han de emplearse otros métodos, como el método comparativo, que no tienen cabida en la física.

(3) Los sistemas vivos son sumamente complejos, lo cual dificulta su estudio en función de pocos principios básicos [2] .

(4) El grado de matematización en las teorías biológicas es escaso.

(5) La biología recurre a explicaciones teleológicas e históricas, mientras que éstas han sido ya descartadas en la física y en la química.

La primera diferencia y la última serán discutidas en próximos capítulos. Dejaremos para entonces cualquier conclusión sobre ellas. Con respecto a la segunda cabe decir que no marca una separación absoluta con la física, pues tampoco es posible la experimentación directa en amplias áreas de la geología, la astronomía o la cosmología (cf. R. N. Brandon 1994). La cuarta es igualmente inservible para trazar una distinción tajante. No es verdad que no haya áreas de la biología con un grado alto de matematización. Piénsese, por ejemplo, en la genética de poblaciones o en la ecología. Y lo mismo cabe decir, finalmente, de la tercera, pues hay sistemas físicos, como la atmósfera terrestre, de una complejidad comparable a la de un ser vivo (cf. Mayr 1988, p. 14). Por lo tanto, excepto quizás en el caso de las leyes, que es controvertido, y en el de las explicaciones teleológicas, que para muchos son irrenunciables en biología, pero no son problemáticas desde el punto de vista metodológico, ni comprometen con un finalismo metafísico como a veces erróneamente se cree, las otras diferencias señaladas son más bien diferencias de grado que de cualidad. Y así son vistas generalmente por los biólogos.

En todo caso, las relaciones entre la biología y la física (o la

química) son complejas. Son pocos los biólogos que asumen las dos posturas extremas y simplificadoras: la reduccionista radical, según la cual la biología, en última instancia, es reductible a la física y a la química, y las diferencias que pueda haber entre ellas serían debidas sólo a una temporal inmadurez de la biología; y la antirreduccionista radical, según la cual la biología es una ciencia completamente autónoma en sus métodos, teorías y fines con respecto a la física y a la química. Quizás en este asunto habría que adoptar un enfoque local y comenzar por distinguir distintas disciplinas. No tiene mucho sentido obtener conclusiones generales, como si toda la biología fuera algo homogéneo en metodología y en objetivos. La situación al respecto difiere bastante si nos situamos en la perspectiva de la bioquímica y la biología molecular o si, por el contrario, nos situamos en la de la taxonomía o la ecología. Así, no hay diferencias significativas que señalar en lo que se refiere al estatus explicativo de la biología molecular y la bioquímica por un lado y la química inorgánica por el otro. Pero desde estas disciplinas puede trazarse una escala gradual que recorra todas las demás disciplinas biológicas, estando las últimas en esa escala en una situación muy diferente a las primeras en su relación con la física y la química. Lo cual, dicho sea para evitar susceptibilidades, no es ningún demérito para ellas. Volveremos sobre esta cuestión con más detalle cuando tratemos el tema del reduccionismo. Podemos decir —y esto es algo que irá quedando de manifiesto en las páginas que siguen—, que la biología es una ciencia peculiar que presenta diferencias con sus hermanas la física y la química, pero esto no empece en absoluto su rigor ni su carácter de ciencia madura desde el punto de vista metodológico y epistemológico.

2
La búsqueda de una definición de vida

2.1. Los intentos de definir el concepto de vida

La pretensión de ofrecer una definición correcta de lo que es la vida, o una caracterización de en qué consiste estar vivo, no ha sido una ocupación bien mirada, y mucho menos central, dentro de la biología. Hasta tal punto es así que hay quien piensa (Sober 1996b y Cleland y Chyba 2002) que la biología, al menos por el momento, no tiene nada que decir al respecto. Habría que añadir que tampoco ha sido hasta ahora una preocupación que despertara un excesivo interés en el seno de la filosofía, con alguna excepción, como la propiciada por la discusión sobre el vitalismo a comienzos del siglo XX. Pero las cosas cambian. El 19 de agosto de 2007, una noticia fechada en Washington por Associated Press, comenzaba del siguiente modo melodramático, que parece no ser exclusivo de la prensa española: «Los científicos buscan la definición de "vida". Los filósofos que luchan con las grandes preguntas de la vida ya no están solos. Ahora los científicos luchan también por definir la vida ya que la manipulan, la buscan en otros planetas o incluso la crean en tubos de ensayo [sic [3]]».

Y lo cierto es que no le falta algo razón al periodista que redactó la noticia, aunque podía haberla publicado mucho antes. A partir de la década de los 80, las investigaciones realizadas en el campo de la llamada «Vida Artificial», los estudios sobre el origen de la vida, así como la posibilidad de encontrar vida fuera de nuestro planeta Tierra (posibilidad tomada muy en serio por nuevas disciplinas, como la astrobiología o exobiología) han traído a primer plano, para satisfacción de unos e inquietud de otros, este laberíntico problema. ¿Qué es lo esencial y qué es lo accidental en un ser vivo? ¿Qué nos permitiría reconocer que estamos ante un ser vivo, aunque fuera en los estadios iniciales de la evolución? O expresado en términos más cercanos y también más espectaculares: ¿Qué características de las que posee un ser vivo del planeta Tierra deben

estar presentes en cualquier otro ser extraterrestre para que podamos considerarlo como un ser vivo? ¿Es la vida el resultado de una peculiar combinación de circunstancias especiales, quizá única en el Universo, o su posibilidad física es muy abierta? Éstas son preguntas que vuelven hoy a preocupar a algunos biólogos y a no pocos filósofos de la biología, dado que pueden encontrar algunas respuestas con base experimental y algunas aplicaciones prácticas.

Acabamos de mencionar como acicate de este resurgimiento el despegue de los estudios sobre Vida Artificial. Aclaremos a qué se dedica esta disciplina ya que algunas de sus aportaciones nos servirán para perfilar ciertos aspectos del problema. La Vida Artificial es el estudio de la vida mediante la modelización en ordenador y el uso de conceptos informacionales. Así como en el campo de la Inteligencia Artificial el objetivo es crear máquinas (ordenadores) que puedan desempeñar tareas tales que cuando las desempeña un ser humano decimos que requieren inteligencia, en la Vida Artificial el objetivo es crear programas informáticos que manifiesten características propias de los seres vivos. Esos programas servirán así para contrastar mediante ellos hipótesis específicas acerca de la vida en general.

En este campo, de forma análoga a lo que sucede en el campo de la Inteligencia Artificial, hay una versión «débil» y una versión «fuerte». La versión débil en Inteligencia Artificial mantiene que los ordenadores son un buen instrumento para estudiar la mente humana porque hay ciertas características comunes que permiten poner a prueba mediante el ordenador algunas hipótesis acerca de la mente. La versión fuerte, en cambio, mantiene que el cerebro es en sí mismo un cierto tipo de ordenador digital y la mente es su programa (cf. Searle 1985, p. 33). Para la versión fuerte, tener una mente no es algo que dependa del material del que se está hecho, sino de la disposición funcional de dicho material, de modo que si puede decirse que en el cerebro humano se dan procesos mentales, también podría decirse de un ordenador suficientemente complejo y adecuadamente programado o estructurado. Si su *output* es indiferenciable del cerebro de un ser inteligente, como el ser humano, entonces también podemos decir de tal ordenador que es inteligente.

Trasladando esto al campo de la Vida Artificial, la versión débil

mantendría que los ordenadores, y en especial ciertos programas que simulan la vida, son útiles para poner a prueba hipótesis biológicas (lo que desde luego a estas alturas nadie discutirá), mientras que la versión fuerte mantendría que, de hecho, algunos de esos programas (como en el modelo TIERRA, de Thomas Ray), más que simular vida, están vivos realmente; exhiben una nueva forma de vida. La convicción análoga a la de la Inteligencia Artificial fuerte que está en la base de esta tesis es que la vida no depende del material del que un ser esté hecho, sino de sus propiedades funcionales; por tanto, si un sistema artificial presenta todas las características de la vida, entonces está vivo.

Así pues, para los investigadores que trabajan en este campo y que asumen la versión fuerte, las características definitorias de la vida deben basarse en los aspectos formales de los seres vivos, y no en sus aspectos materiales. La vida no es una cuestión de poseer o no determinadas moléculas complejas, sino de cómo se está organizado y qué tipo de procesos estructurales se tienen. Como en el caso de la Inteligencia Artificial, la sustancia no importa, lo que importa es la organización. La vida es la forma (podríamos decir incluso, la forma lógica) que tienen determinados procesos, no la materia que interviene en ellos. Además, estos investigadores consideran que la biología sintética (por oposición a la analítica) que debe surgir a partir de este enfoque estudiaría la vida en sus diversas alternativas teóricas posibles, en lugar de limitarse, como ha hecho la biología analítica, al estudio de la vida tal como es de hecho sobre el planeta Tierra. Tal biología sintética sería una ciencia que no versaría acerca de la vida tal como la conocemos, sino acerca de toda vida posible. Sólo así podríamos, según ellos, dotar a la biología de un rango científico comparable al de la física, pues dejaría de estar circunscrita al estudio de un caso particular, que podría ser peculiar en extremo, y se abriría la posibilidad de alcanzar teorías universales; es decir, podría dar comienzo una auténtica biología universal. Como señala Langton (1989/1996, p. 39), «puesto que es bastante improbable que en el futuro se nos presenten por sí mismos para su estudio organismos basados en químicas físicas diferentes [a la de cadenas de carbono], nuestra única alternativa es intentar nosotros sintetizar formas de vida». No entraremos aquí a juzgar estas tesis. Nos limitaremos sólo a tomar

la posibilidad de vida artificial como un punto de referencia útil para articular un concepto adecuado de vida.

Debemos aclarar ante todo que no hay una definición de vida unánimemente aceptada y que puede acudirse a distintos criterios para ensayar una definición. De hecho, como dijimos antes, una buena parte de los biólogos —si hacemos salvedad de los dedicados a la exobiología, al estudio de la posibilidad de vida extraterrestre— no ha considerado hasta ahora que proporcionar una definición de vida sea posible o siquiera útil para la biología. A lo sumo admiten la relación de una serie de características que suelen encontrarse en los seres vivos, sin que por ello deban considerarse manifestaciones de una supuesta esencia de la vida o propiedades necesarias y suficientes de la misma (cf. Emmeche 1997). Por otra parte, los autores que se han interesado por la cuestión han proporcionado una gran variedad de definiciones, a veces muy distantes unas de otras. Radu Popa, al final de un documentado y extenso estudio sobre el tema (Popa 2004), recoge casi un centenar de definiciones diferentes, la mayor parte de las cuales se han formulado en los últimos años.

Los requisitos mínimos que las definiciones más escuetas (cf. Barrow y Tipler 1996, p. 515, Ray 1992/1996, Bedau 1998, Pace 2010) suelen exigir para decidir si una determinada entidad está viva son dos:

a) Capacidad para autorreplicarse.
b) Capacidad para evolucionar de forma abierta.

Ahora bien, si interpretamos que la capacidad para autorreplicarse es poseída incluso por aquellas entidades que para hacerlo necesitan de la maquinaria energética o de elementos materiales de otras entidades (y debemos tener en cuenta que cualquier organismo con reproducción sexual, y en particular el macho, necesita tales cosas para autorreplicarse), entonces estas dos condiciones no sólo permitirían considerar a los virus como organismos vivos, sino también a algunas macromoléculas, como el ADN y el ARN (ver glosario), e incluso a los organismos virtuales de la Vida Artificial (por no mencionar a los «memes» o unidades de herencia cultural, postulados por Richard Dawkins), lo cual choca

con lo que habitualmente se acepta por los biólogos [4]. Además, está el hecho bien conocido de que algunos organismos que consideramos vivos no pueden autorreplicarse ni siquiera con la colaboración de otros organismos, como es el caso de los híbridos estériles o de algunos individuos entre los insectos sociales (aunque, como señalan Barrow y Tipler (1996, p. 513), sí lo hagan sus células componentes) [5] Pero hay algunos problemas adicionales con esta definición mínima que la inhabilitan como definición de utilidad en la búsqueda de nuevas formas de vida. Una primera dificultad que surge de considerar la capacidad de evolucionar como el rasgo definitorio de la vida es que, para algunos biólogos, las formas más primitivas de vida pudieron no haber tenido esa capacidad de evolución en sentido darwiniano, en la medida en que carecerían de un sistema de transmisión particulada de la herencia (cf. Boden 1999 y Cleland y Chyba 2002). Otros consideran problemático definir la vida por una capacidad cuya realización en un ente concreto no podría establecerse más que en un momento futuro indeterminadamente lejano (cf. Fleischaker 1990). Finalmente, puede argüirse que esta caracterización sólo es aplicable a grupos de organismos, pero no a organismos individuales, ya que los individuos no evolucionan, sólo viven o mueren. Las que evolucionan son las poblaciones.

Una lista más larga y matizada de condiciones para afirmar que estamos ante un ser vivo —que parece capaz de superar en parte los problemas que acabamos de señalar— es la proporcionada por Farmer y Belin (1992):

1. Posesión de una configuración espacio-temporal. Las moléculas y las células de un organismo son reemplazadas constantemente, pero la estructura espacio-temporal se mantiene.
2. Capacidad de autorreproducción (o procedencia de un proceso de reproducción, como en el caso de los híbridos estériles).

3. Almacenamiento de información para una autorrepresentación.
4. Posesión de un metabolismo, es decir, de procesos de intercambio de materia con el entorno sin cambiar por ello sus propiedades generales.
5. Interacción funcional con el entorno ambiental. Adaptación al ambiente, pero también creación y control de ambientes locales.
6. Interdependencia entre las partes, lo que significa que los organismos pueden morir.
7. Estabilidad dinámica frente a las perturbaciones, lo que permite la preservación de la forma y la organización en un medio cambiante.
8. Capacidad de evolucionar a través del linaje.

Como puede observarse, los virus (tanto biológicos como informáticos) quedan excluidos, por no poseer metabolismo (ver glosario); los híbridos estériles y los insectos sociales que no se reproducen quedan incluidos, por proceder de un proceso reproductivo; y la capacidad de evolucionar se atribuye a todo el linaje de un organismo.

Por su parte, el conocido manual de Zoología de Hickman, Roberts y Larson (1998) se decanta por los siguientes rasgos definitorios de los seres vivos:

1. Exclusividad química: poseen una organización molecular exclusiva y compleja.
2. Complejidad y organización jerárquica: macromoléculas, células, organismos,

poblaciones y especies. Las propiedades de un nivel no pueden obtenerse a partir del conocimiento de las partes componentes (propiedades emergentes).

3. Capacidad de autorreproducción, con los fenómenos aparejados de la herencia y la variación.
4. Posesión de un programa genético que garantiza la fidelidad de la herencia (código genético).
5. Posesión de un metabolismo mediante el que extraen nutrientes de su entorno.
6. Posesión de un ciclo de desarrollo característico.
7. Interacción con el entorno ambiental.

Es fácil apreciar que estas dos caracterizaciones se parecen mucho entre sí. En concreto, coinciden en la atribución a la vida de los siguientes rasgos:

(a) Orden estructural jerarquizado y organización compleja mantenidos durante un tiempo. [Aparecen asumidos en 1, 6, 7 de la primera caracterización y (1) y (2) de la segunda].
(b) Capacidad autorreproductiva con producción de variaciones heredables, lo cual implica capacidad de evolución. [Asumida en 2 y (3)].
(c) Almacenamiento de información en un programa genético. [Asumido en 3 y (4)].

(d) Posesión de un metabolismo. [Asumido en 4 y (5)].

(e) Interacción con el medio ambiente. [Asumido en 5 y (7)].

Si dejamos de lado el hecho de que la primera caracterización menciona explícitamente la capacidad para evolucionar en tanto que la segunda lo hace sólo de forma implícita, la única diferencia significativa entre ambas es que la segunda hace referencia la posesión de un desarrollo ontogenético propio, cosa que no hace la primera. Por tanto, las coincidencias entre ellas son bastante notables, aunque la segunda quizás supera de forma más airosa los problemas que hemos señalado en la caracterización mínima inicial. Obsérvese también que las características anteriores podrían reducirse en última instancia a la (a) y la (b), ya que (a) está relacionado con (d), y (b) está relacionado con (c) y (e). Volveremos sobre este doble aspecto de la vida.

Es muy significativo, por otra parte, que ninguna de las dos haga referencia a la materia de la que está compuesta la vida tal como la conocemos: las macromoléculas formadas por largas cadenas de carbono (fundamentalmente proteínas y ácidos nucleicos), y ello pese al hecho de que, por lo que nos dice la bioquímica, ningún otro elemento, ni siquiera el silicio, podría servir de base para formar cadenas tan complejas, versátiles y, al mismo tiempo, estables[6]; siendo además el silicio diez veces menos abundante en el universo que el carbono. Aunque éste es un requisito cada vez más aceptado, no todas las definiciones de vida disponibles omiten, sin embargo, la referencia a los componentes materiales de los que consta la vida en la Tierra. Y, como explicaremos ahora, no está tan claro que en el concepto de metabolismo no esté implícita esa referencia, por indirectamente que sea.

Por influencia de Schrödinger (1944) y más recientemente de Ilya Prigogine (1980), también es frecuente encontrar la caracterización de los seres vivos como *sistemas alejados del equilibrio termodinámico*, es decir, sistemas capaces de mantenerse con baja entropía (ver glosario), lo cual les convierte en portadores de gran cantidad de información. Los seres vivos crean orden a partir del desorden. Crean y mantienen una estructura ordenada,

consumiendo para ello energía e intercambiando materia con su entorno. Ésta es una definición de vida que ha alcanzado una popularidad creciente. El problema con ella es que a no ser que se introduzcan ulteriores precisiones esta propiedad no es exclusiva de los seres vivos, y por tanto no serviría por sí sola para definirlos. Hay sistemas puramente físicos que se mantienen alejados del equilibrio termodinámico de forma semejante (por ejemplo una estrella, un cristal o un tornado). Estas ulteriores precisiones que suelen añadirse van normalmente encaminadas a señalar que el modo en que los seres vivos se mantienen alejados del equilibrio termodinámico es mediante determinados procesos metabólicos. Con ello, sin embargo, el punto de atención se desliza precisamente a estos procesos. Esta caracterización de la vida termina, pues, por ser una modalidad de uno de los dos grandes enfoques que mencionaremos a continuación.

Un intento interesante de proporcionar una definición puramente formal de vida que vaya al núcleo esencial de la misma y que sirva no sólo para los organismos terrestres sino también para una hipotética vida extraterrestre ha sido el de Bernard Korzenievwski (2001). Korzenievwski cree que la cibernética puede proporcionar el instrumental conceptual necesario para hacer tal cosa. Los seres vivos, por un lado, poseen una gran cantidad de mecanismos regulatorios en niveles muy diferentes que tienen como finalidad mantener constante el valor de un parámetro (por ejemplo, la elevada concentración de un aminoácido bloquea su producción, una baja concentración de ATP [ver glosario] estimula la producción de más ATP, la síntesis de las proteínas está ajustada al ritmo de su descomposición, la insulina y el glucagón son hormonas que funcionan como señales antagonistas para mantener el nivel de glucosa en sangre, etc.). Todos ellos, desde un punto de vista cibernético son mecanismos de *feedback* negativo. Y todos ellos están subordinados a un «propósito» o fin superior: el mantenimiento de la identidad del individuo, el cual a su vez está subordinado al fin de la reproducción. Ahora bien, la reproducción es un mecanismo de *feedback* positivo: cuantos más individuos haya reproduciéndose, mayor será la tasa de reproducción (crecimiento exponencial). De ahí que la propuesta de definición de Korzenievwski sea la siguiente: un ser vivo es «un sistema de

feedbacks negativos inferiores subordinado a un *feedback* positivo superior» (Korzenievwski 2001, p. 278).

Pese al interés de esta propuesta, es quizás demasiado abstracta para ser de utilidad al biólogo, y no digamos al exobiólogo. Por otra parte, hay entidades no vivas que pueden encajar en esta definición. Popa (2004, p. 5) señala que no sólo los virus lo harían (lo cual para algunos no sería una dificultad), sino también las formaciones nubosas, los líquidos en el punto de ebullición, el fuego, los remolinos en un fluido, las extrusiones magmáticas o las elevaciones de la placas tectónicas. Todos ellos serían sistemas regulados por *feedbacks* negativos que les mantienen dentro de ciertos valores, dados los recursos disponibles, y que están subordinados al *feedback* positivo de su propagación. El caso del fuego es particularmente ilustrativo. Pero puede añadirse un ejemplo aún más claro: un robot capaz de autorregular el estado de sus componentes y de construir otros robots igual a él estaría vivo según esta definición. No descarto que en el futuro el concepto de vida se transforme para incluir a un robot así (caso de que exista alguna vez), pero por el momento sospecho que pocos estarían dispuestos a forzar el concepto para hacerlo [7] .

2.2. Los dos enfoques fundamentales sobre la vida

Todas las características que han ido apareciendo en las definiciones que hemos citado señalan de un modo u otro a dos aspectos fundamentales de los organismos vivos: el tratamiento de información (autorreproducción) y la autonomía (autocontrol, autorregulación, autocatálisis, metabolismo). Incluso se podría hablar de dos orientaciones básicas en la caracterización de la vida: el enfoque informacional, que pone el énfasis en la capacidad autorreproductiva o replicativa de los seres vivos y está influido por la teoría de la información y la informática (además de por la tradición darwiniana), y el enfoque autoorganizativo, que pone el énfasis en la autonomía de los organismos, en su capacidad para automantenerse, para constituir su propia identidad (cf. Maynard Smith 1987, p. 24, Moreno, Umerez y Fernández 1994, y Fernández Ostolaza y Moreno Bergareche 1997, pp. 18-19).

El enfoque informacional centra su concepto de vida en aspectos

informacionales del ser vivo[8] que aparecen implicados en la reproducción de su organización compleja (información almacenada que puede ser replicada) y, por tanto, ve como características fundamentales de los seres vivos los mecanismos de variación y herencia, los cuales a su vez posibilitan su evolución proporcionándoles adaptación al medio. Sin embargo, este enfoque permanece mudo ante un hecho fundamental: esa organización compleja, además de replicarse mediante un proceso que implica la codificación y el procesamiento de una cierta cantidad de información, ha de poder mantenerse a sí misma en el tiempo, y es en ello precisamente en lo que se centra el enfoque autoorganizativo.

Este segundo enfoque tiene como versión más conocida la teoría de la autopoiesis que formularon los biólogos Humberto Maturana y Francisco Varela en los años 70. Según esta teoría, los organismos vivos son sistemas autopoiéticos, es decir, sistemas capaces de construirse y regenerarse a sí mismos, de producir de forma autónoma sus propios componentes, los cuales forman ellos mismos parte de la red que los produce (cf. Maturana y Varela 1996). Así los define Francisco Varela:

> Un sistema autopoiético —la mínima organización viviente— es aquél que continuamente produce los componentes que lo especifican, mientras que al mismo tiempo se constituye como una unidad concreta en el espacio y en el tiempo que posibilita la red de producción de componentes. Definido de forma más precisa: Un sistema autopoiético está organizado (definido como una unidad) como una red de procesos de producción (síntesis y destrucción) de componentes tales que estos componentes:
> (1) regeneran y realizan la red que los produce, y
> (2) constituyen el sistema como una unidad distinguible en el dominio en que existe. (Varela 1997, p. 75).

Varela considera además que la característica en la que pone el énfasis el enfoque alternativo, es decir, la reproducción, es en realidad una característica secundaria de la vida:

> Asumo aquí la tesis de que la reproducción no es

> intrínseca a la lógica mínima de la vida. La reproducción debe ser considerada como una complejificación adicional sobreimpuesta a una identidad más básica, la de una unidad autopoiética. Una complejificación que es necesaria debido a las constricciones de las condiciones primitivas en un planeta turbulento. Es aquí donde clases determinadas de moléculas, como los ácidos nucleicos, juegan un papel fundamental. La reproducción es esencial para la viabilidad a largo plazo de la vida, pero sólo cuando hay una identidad puede una unidad reproducirse. En este sentido la identidad tiene una prioridad lógica y ontológica sobre la reproducción, aunque no tenga una precedencia histórica. (Varela 1997, p. 76)

El autor que más ha hecho por desarrollar en los últimos años el enfoque autoorganizativo es Stuart Kauffman, especialmente en sus obras *The Origins of Order* de 1993 y *At Home in the Universe*, de 1995.

En el enfoque autoorganizativo la característica que se destaca en los seres vivos es la de la complejidad automantenida y, por tanto, el metabolismo. La vida es un proceso continuo de autoconstrucción metabólica. Como escriben Lynn Margulis y Dorion Sagan en apoyo de este enfoque: «Cada cinco días uno tiene una nueva pared estomacal. Cada dos meses un nuevo hígado. La piel es reemplazada cada seis meses. Cada año, el 98 por ciento de los átomos del cuerpo es reemplazado. Este incesante reemplazo químico, el metabolismo, es un signo seguro de la vida. —Y añaden poco después—: El ADN es una molécula incuestionablemente importante para la vida sobre la Tierra, pero la molécula misma no está viva. Las moléculas de ADN se replican, pero no metabolizan y no son autopoiéticas. La replicación no es ni de lejos una característica tan fundamental de la vida como la autopoiesis» (Margulis y Sagan 2000, pp. 17 y 18).

Ahora bien, en principio, este enfoque deja fuera cualquier referencia a los mecanismos de la herencia que posibilitan la evolución por selección natural, y ello representa su principal limitación. Sería así concebible un ser vivo tan extraño como el que aparece en la novela *Solaris*, de Stanislav Lem: un enorme océano gelatinoso, activo, cambiante e inteligente, que cubre todo un planeta y que es capaz de automantenimiento y desarrollo, pero no

de reproducción (ni de evolución darwiniana). Nada hay ciertamente en el enfoque autoorganizativo que excluya esta posibilidad. Por otra parte, y ésta sería una segunda limitación, el concepto de autonomía y de autoorganización es menos claro de lo que parece. La autonomía posee grados (cf. Barrow y Tipler 1996, p. 520). Un ser humano no es capaz de sintetizar todos los aminoácidos y vitaminas que necesita, pero muchas bacterias sí pueden. ¿Cuál debe ser el grado de autonomía o de autoorganización necesario para considerar vivo a un ente determinado? Puestos de nuevo a ser estrictos, ningún organismo es completamente autónomo. Necesita de otros organismos y de ciertas condiciones ambientales para autoconstruirse. La autopoiesis, en la realidad, es más una red de relaciones constructivas que condicionan y modulan los resultados obtenidos que una labor autónoma de organismos frente a un ambiente. Podríamos decir, por ejemplo, que la unidad autopoiética relativa al ser humano no es el ser humano como tal, sino que incluye a otros organismos, como las bacterias, hongos y protozoos que componen la biota intestinal, sin los cuales no sería posible o se vería muy dificultada su autoconstrucción.

Como vemos, mientras que para unos investigadores tenemos vida sólo cuando podemos encontrar estructuras que se autorreplican, para otros tenemos vida cuando encontramos estructuras que se automantienen metabólicamente. Estas dos formas fundamentales de entender la vida pueden apreciarse igualmente en el debate sobre el origen de la vida. De hecho, se corresponden de forma casi exacta con las dos principales corrientes que existen acerca de este problema. De acuerdo con algunos biólogos y químicos[9], la vida surgió como un polímero portador de información (posiblemente ARN o APN —ácido péptidonucléico—) capaz de replicarse a sí mismo, aunque no de metabolizar, si bien el metabolismo hubo de añadirse pronto al proceso. Debía ser, pues, una molécula con la capacidad de copiar su propia información y, por ende, dadas las variaciones inevitables en este proceso, susceptible de evolución. De ahí que a esta corriente se la haya llamado «los genes primero» o «la replicación primero» (cf. Elitzur 1994). De acuerdo con la escuela rival[10], los primeros no fueron los genes, sino un conjunto de reacciones

mutuamente catalizadas, producidas, según algunas versiones, sobre superficies minerales, o, según otras, en vesículas aisladas del entorno por una membrana. La reproducción de estas entidades no sería genética, sino una mera prolongación de la autocatálisis y de la división por aumento de tamaño. A esta corriente se la conoce como «el metabolismo primero[11]».

Ambos enfoques, sin embargo, presentan problemas, y el uno no puede dar cuenta de la aparición de las características de la vida sobre la que se centra el otro (cf. Dyson 1999). No hay una explicación satisfactoria de cómo moléculas autorreplicadoras pueden surgir y mantenerse a partir de una síntesis química indirecta y dar lugar a cadenas de reacciones metabólicas (cf. Shapiro 2000). Más bien, la replicación de dichas moléculas parece exigir la existencia de procesos metabólicos que puedan sustentarla. Está además la dificultad de explicar cómo un sistema replicador simple puede evitar la acumulación de errores de copia. Pero, en sentido contrario, no hay tampoco una explicación satisfactoria de cómo un conjunto de componentes químicos aislados, capaces de intercambiar energía y materia con el entorno, puede surgir espontáneamente, manteniendo su estabilidad, y dar lugar a moléculas que porten una información heredable acerca de cómo recomponer un sistema similar. De hecho, si bien se ha comprobado experimentalmente que una molécula de ARN puede mantener su capacidad autorreplicadora fuera de una célula, en un ambiente químico adecuado que proporcione las enzimas necesarias (lo cual juega a favor del enfoque «la replicación primero»), no hay evidencia experimental convincente que muestre que un ciclo metabólico puede darse y mantenerse fuera del equilibrio termodinámico en condiciones similares[12]. Dadas las carencias explicativas de estos enfoques no es de extrañar que haya habido intentos de integrarlos en uno más general que no se limite a yuxtaponer sin más los rasgos que cada uno destaca, sino que muestre alguna conexión más profunda entre ellos.

En tal sentido, Freeman Dyson (1999), aunque es considerado como un representante de la corriente «el metabolismo primero», ha defendido que el origen de la vida está más bien en la unión simbiótica de los dos tipos de estructuras anteriores, o, por decirlo de otro modo, que la vida tiene un origen doble. Dyson asume la

idea del físico John von Neumann de que la vida no es una cosa, sino dos, metabolismo y replicación, y que son lógicamente separables (cf. 1999, p. 9). Esto implica que la vida, o bien surgió de una vez con ambas cosas juntas, o tuvo un doble origen: hubo una primera entidad replicadora y una primera entidad metabolizadora y ambas se unieron para formar la vida. Dyson se decanta por esta segunda posibilidad, dadas las dificultades de la primera. Según su modelo, las primeras entidades vivas, las primeras células, estarían formadas fundamentalmente por proteínas capaces de mantenimiento homeóstatico y, por tanto, de metabolismo, que serían después parasitadas por ácidos nucleicos (surgidos probablemente como un subproducto del exceso de ATP) que terminarían en una asociación simbiótica con sus hospedadores.

En nuestro país, y en lo que se refiere al problema de la definición de vida, K. Ruiz-Mirazo, J. Peretó y A. Moreno (2004) han intentado también una síntesis de los dos enfoques citados, recogiendo tanto aspectos relacionados con la replicación y la evolución, como aspectos relacionados con el metabolismo [13]. Su definición de vida dice así: «Un "ser vivo" es cualquier sistema autónomo [y por tal entienden un sistema lejos del equilibrio que se mantiene y constituye a sí mismo mediante el acoplamiento de procesos endergónicos-exergónicos] con capacidades para una evolución abierta». Estos autores consideran que para cumplir estas dos propiedades, un ser vivo ha de poseer los siguientes requisitos:

1. Un límite activo semipermeable (membrana).
2. Un aparato de transducción/conversión de la energía.
3. Dos tipos al menos de componentes macromoleculares interdependientes, uno capaz de catalizar los procesos de autoconstrucción y otro capaz de almacenar y transmitir la información necesaria para desempeñar estos procesos.

Como puede verse, aparecen aquí expresamente mencionados

como interdependientes los aspectos informacionales y los metabólicos. Me parece, por ello, que es una de las definiciones más elegantes y, al mismo tiempo, completas que puede encontrarse en la literatura. Aunque al exigir que desde un principio los seres vivos posean conjuntamente tanto la replicación como el metabolismo, no convencerá, por demasiado rigurosa, a los partidarios de «la replicación primero» ni a los del «metabolismo primero», que estarán dispuestos a reconocer como vivas a entidades que tuvieran sólo una de esas propiedades.

2.3. ¿Es esencial el metabolismo?

La referencia al metabolismo como característica central de la vida ha ido acentuándose con el tiempo, particularmente debido al influjo del enfoque autoorganizativo. Precisamente por ello, la centralidad de este rasgo ha sido objeto de una intensa discusión. Margaret Boden (1999 y 2010) ha señalado que el metabolismo es una característica que, a diferencia de las demás que se suelen citar, no puede ser traducida a términos informacionales o computacionales. Esto, por cierto, explicaría la dualidad de enfoques de que venimos hablando, y la dificultad para lograr una síntesis. Según Boden, el metabolismo sería lo que realmente distinguiría a los seres vivos que encontramos en la naturaleza de los «seres» de la Vida Artificial, ya se trate de los puramente virtuales como de los corporizados (robots «situados(2)») y, en tal sentido, sería una característica decisiva para caracterizar la vida. Boden entiende el metabolismo, en un sentido fuerte, como «el uso y administración de la energía para la construcción y el mantenimiento del cuerpo, así como para la conducta» (1999, p. 236). Si el metabolismo es necesario para definir el concepto de vida, entonces la Vida Artificial fuerte está condenada al fracaso. Sin embargo, Boden reconoce que el concepto de vida es negociable y susceptible, por tanto, de modificación.

Hay un dato que habla a favor de los que defienden la centralidad del metabolismo para la vida. Cuando en 1976 las naves Viking 1 y Viking 2 se posaron sobre la superficie de Marte, iban preparadas para desarrollar tres experimentos encaminados a detectar rastros de vida en el planeta rojo. Los tres experimentos

estaban basados en la detección de transformaciones químicas debidas al metabolismo [14].

Los experimentos detectaron, en efecto, gases que podían atribuirse a residuos de la actividad metabólica de organismos vivos, pero los resultados no fueron concluyentes porque las peculiaridades químicas del suelo de Marte podían explicar también ese resultado; de modo que tales rastros químicos podrían no ser, después de todo, señales de metabolismo de seres vivos. Sin embargo, esto no da la victoria definitiva a ningún enfoque, puesto que una cosa es qué criterios son útiles en la práctica para detectar vida y otra distinta cómo podemos definir de forma más completa y general la vida.

Claus Emmeche (1998, p. 47 y 58), sin embargo, piensa que el metabolismo, aunque esté presente casi siempre en los seres vivos, no es una condición necesaria para poder hablar de vida. Señala, por ejemplo, que una semilla puede estar un milenio sin actividad metabólica y, pese a ello, seguir estando viva. Por otro lado, tampoco es una condición suficiente, pues un remolino de agua tiene en cierto modo metabolismo (intercambia materia y energía con el medio para mantenerse estable) y no lo calificaríamos como un ser vivo [15].

La raíz de este desacuerdo está precisamente en la dificultad para definir adecuadamente lo que es el metabolismo. Si entendemos el metabolismo en el sentido amplio de intercambio de materia y energía, tendríamos que considerar entonces una explosión atómica, una cerilla ardiendo o una simple reacción química como un proceso metabólico, lo cual parece demasiado generoso y desviado de su uso habitual en biología. Ni siquiera la definición algo más precisa que está implícita en la respuesta de Emmeche (intercambio de materia y energía con el medio para mantenerse estable) es convincente, pues podría aplicarse igualmente a un remolino de agua o a una llama.

Ahora bien, ¿es posible proporcionar una definición de metabolismo que pueda ser atribuida a los seres vivos en exclusiva y que no sea circular, es decir, que no se limite a decir que consiste en los procesos de transformación de materia y energía que se dan en los seres vivos? La cuestión no es fácil. Si entendemos, por ejemplo, por metabolismo, tal como hace Boden, el uso y

administración de la energía para el mantenimiento del cuerpo y para la conducta, cabe objetar que un robot podría utilizar la electricidad para tales cosas, con lo que tendríamos que concluir que un robot metaboliza y, por tanto, está vivo.

Una definición de metabolismo que sea de utilidad para caracterizar a los seres vivos debe ser más restrictiva. Tal como lo suelen entender los manuales de biología, el metabolismo es la síntesis o degradación química de moléculas complejas catalizada fundamentalmente por enzimas (e incidentalmente por moléculas de ARN). Los procesos de catálisis enzimática pueden darse *in vitro*, pero sólo los seres vivos pueden fabricar enzimas, de modo que sólo ellos pueden utilizarlas de forma natural para catalizar. Diríamos así que los seres vivos se caracterizan porque sus procesos de intercambio de materia y energía con el medio se realizan mediante reacciones químicas catalizadas por enzimas, y a este tipo particular de procesos de intercambio de materia y energía es a lo que llamamos metabolismo. Lo que haría especiales a los seres vivos no sería el mero intercambio de materia y energía con el medio para mantener la estabilidad, sino el que son sistemas que usan la catálisis enzimática en esos intercambios.

Esto significa desplazar la cuestión a una propiedad no formal, sino material, de los seres vivos: al tipo de moléculas de las que están compuestos y, en particular, a las enzimas. Pero, en tal caso, ¿no estaremos elaborando entonces una definición demasiado restrictiva? ¿Exigiríamos a cualquier ente extraterrestre para ser calificado como ser vivo el que posea enzimas? Algunas definiciones de «vida» no tienen ciertamente reparo en hacerlo. Consideran necesario apelar a alguno de estos componentes materiales. Así, el diccionario Penguin de biología ofrece la siguiente definición de vida: «Sistemas fisicoquímicos complejos cuyas dos principales peculiaridades son: (1) el almacenamiento y la replicación de la información molecular en la forma de ácidos nucleicos, y (2) la presencia de (o en los virus quizás sólo el potencial para) catálisis enzimática» (*The Penguin Dictionary of Biology*, 1992, entrada «life»). En ella, como vemos, hay una referencia explícita a los ácidos nucleicos y a las enzimas (ver glosario). De forma parecida se pronuncia V. Kunin (2000) cuando define la vida como un sistema de ácidos nucleicos y proteín-polimerasas(3) con un aporte

constante de monómeros, energía y protección.

El problema es que, para los autores de orientación formalista, según hemos comentado, una verdadera definición de vida debe ser lo suficientemente general como para incluir cualquier posible forma de vida, y no sólo la vida tal como la conocemos sobre nuestro planeta. Por lo tanto, no debería hacer mención a ningún componente material, al menos mientras no estemos seguros de que ese componente es absolutamente imprescindible. Hacerlo sería pecar, como se suele decir, de «chauvinismo del carbono» (cf. Emmeche 1997 y 1998). Las versiones formalistas se dan tanto en el enfoque informacional como en el enfoque autoorganizativo. Para dichas versiones, sean cuales sean las características de la vida, éstas han de ser independientes de un soporte material concreto. Serían características que no surgen de las propiedades de sus componentes materiales, sino de sus relaciones funcionales, las cuales pueden ser consideradas desde un punto de vista meramente formal.

Pero si la apelación a componentes materiales concretos quizás sea un requisito demasiado restrictivo, el formalismo podría estar planteando una exigencia irrealizable. Al fin y al cabo ¿qué nos lleva a suponer que puede haber otras formas posibles de vida con componentes materiales muy distintos a los de la vida terrestre? Como dijimos antes, por lo que sabemos, sólo el carbono es capaz de formar cadenas lo suficientemente variadas, complejas y estables como para permitir los procesos vitales (aunque esto también es objeto de discusión).

Estamos, pues, ante lo que parece un dilema irresoluble. Si buscamos una definición puramente formalista de vida, terminamos teniendo que incluir en ella entidades que, en principio, no consideraríamos como vivas. Si, por el contrario, damos una definición que apele a elementos materiales de la vida tal como la conocemos, estaremos presuponiendo de forma injustificada que toda vida posible ha de basarse en esos elementos materiales.

Con todo, algunos autores han puesto en cuestión la pretensión formalista de dar una definición de vida que prescinda por completo de cualquier referencia a las propiedades materiales de sus componentes. Moreno, Etxeberría y Umerez (1995) han sostenido que en los seres vivos se da un entrañamiento

(*entanglement*) entre materia y forma, de modo que los aspectos formales no son suficientes para caracterizar la vida. Por ejemplo, «una gran parte de la información necesaria para los procesos de autorreproducción está implícita en el material específico del que está compuesta [la organización viviente]. Esta especificidad (tamaño, rasgos morfológicos o químicos…) contiene implícitamente información necesaria para especificar el funcionamiento del sistema». Como dice uno de estos autores en otro lugar:

> [La] información necesaria para especificar la identidad de un organismo no está explícita más que en grado mínimo en el ADN. La expresión final de la información, lo que se conoce como el fenotipo de un organismo, es el resultado de un conjunto de complejos procesos dinámicos autoorganizativos y dependientes del contexto. El plegamiento de las proteínas, una vez especificada la secuencia lineal de sus aminoácidos, es un proceso intrínseco gobernado por la acción de las leyes físicas, en el que importan desde las características materiales de los aminoácidos hasta las condiciones de temperatura o el pH del entorno. La proteína plegada, de la que depende (a su vez, sólo en parte) la función, es una estructura mucho más compleja que la secuencia de aminoácidos de la que se deriva. Esta diferencia de complejidad, que deberíamos llamar información implícita, es el resultado en última instancia de la materialidad específica del sistema. Cualquier modelo puramente formal de la organización viviente deberá, por tanto, explicitar toda esta información tácita, y especificar a su vez los mecanismos de reproducción de tal complejidad «adicional». (Moreno y Fernández 1997, p. 110)

Esto implica que «el intento de abstraer la organización, la “forma” de la vida, para generalizar la biología en el sentido de lograr una definición aplicable a cualquier tipo de vida posible (“la vida tal y como pudiera ser” de Langton) choca con la profunda imbricación entre materia y forma que, al menos en los seres vivos conocidos, constituye una característica esencial de su organización» (*ibidem*) **[16]**.

Si estos autores tienen razón, una definición puramente formal de vida es inviable. Ahora bien, dado que no podemos descartar de antemano que existan otras formas de vida basadas en una química diferente a la nuestra, hemos de concluir en mi opinión que cualquier definición de vida, en la medida en que ha de incluir de un modo u otro una referencia a sus componentes materiales, debe quedar siempre abierta a la adición de nuevos componentes. Dicho de otro modo, muy posiblemente no cabe aspirar más que a una definición disyuntiva (la vida es esto…, o esto…, o esto otro…) y constantemente revisable, que, además, no podrá ser cumplida exhaustivamente por ningún organismo. Algo que seguramente no dejará satisfecho a los más exigentes; a los que siguen pensando en definir la vida mediante un conjunto cerrado de propiedades necesarias y suficientes.

En definitiva, no sólo no tenemos una definición universalmente aceptada de vida, sino que ni siquiera hay acuerdo en cuáles de los posibles rasgos que cabe citar de los seres vivos conocidos serían los fundamentales. Es más, tampoco hay coincidencia en los criterios que deberían seguirse para obtener una definición rigurosa (si por ejemplo la definición debería ser puramente formal o inevitablemente debe incluir alguna referencia a los componentes materiales). Esto no obsta para que contemos con algunas definiciones funcionalmente útiles para ciertos propósitos. De hecho, pese a la carencia de consenso, las investigaciones recientes sobre el origen de la vida se basan en el análisis de la evolución temprana de muchas de las características señaladas (origen del encapsulamiento y la membrana celular, origen de los mecanismos de control energético, origen del metabolismo, origen del orden y del almacenamiento y uso de la información, etc. [cf. Popa 2004]). Estas discrepancias no han impedido el avance en las investigaciones e incluso la convergencia en algunas conclusiones. Puede entonces que no haya más remedio que asumir el *dictum* nietzscheano de que lo que tiene historia no puede tener definición, y la vida, si por algo se caracteriza, es por haber tenido historia; una historia que no se deja atrapar por fronteras precisas.

2.4. ¿Es la vida un género natural?

Pero antes de darnos por vencidos no vendría mal intentar profundizar algo más en el análisis. Si, como en alguna ocasión se ha supuesto, la posibilidad de una definición adecuada de «vida» es subsidiaria(4) de nuestra capacidad para caracterizar la vida como un género o clase natural (*natural kind*), quizás la conclusión que habría que obtener de la situación descrita es que la vida no parece ser, de hecho, un género o clase natural; es decir, no es el tipo de cosa que pueda caracterizarse mediante un conjunto de propiedades necesarias y suficientes [17] .

Ahora bien, si no es un género o clase natural, entonces parece que debemos elegir entre dos posibilidades alternativas: que la vida sea un género o clase convencional o que no sea un género o clase, sino un individuo [18] . Para analizar, siquiera sea brevemente, estas posibilidades nos será de gran utilidad compararlas con las propuestas análogas que han sido presentadas en la discusión sobre la naturaleza de las especies biológicas y que veremos con más detalle en el capítulo 9.

Si la vida fuera una clase convencional, entonces dependería exclusivamente de los seres humanos, en función de sus intereses, decidir qué es lo que se va a considerar como vivo y qué es lo que no, y no habría ninguna base objetiva en la naturaleza que sustentara tal separación. Dicho de otro modo, cualquier definición de «vida» sería puramente estipulativa, como lo es la definición de «literatura», o la de «fútbol», o la de «hora oficial en España». Que una determinada e hipotética muestra extraterrestre fuera eventualmente considerada como un rastro de vida sería en tal caso algo que podría decidirse por simple votación entre los científicos. Todo dependería de sus objetivos e intereses explicativos en ese momento y de la comodidad de realizar tal clasificación.

Esta posibilidad, sin embargo, no resulta fácilmente defendible desde un punto de vista científico. Mover las fronteras de lo que está vivo y lo que no está vivo sólo por simple convención, y no en función de un mayor conocimiento del funcionamiento y de las posibilidades de la vida, no parece que sea una estrategia útil para la ciencia. Por otra parte, chocaría con las expectativas que los exobiólogos tienen de que podamos aprender cosas nuevas e interesantes sobre la propia vida a partir del descubrimiento de vida en otros planetas o en cometas. Si el concepto de vida fuera

puramente convencional, estas cuestiones empíricas no serían decisivas. Todos los intentos de caracterizar la vida que hemos expuesto son una buena muestra de que los científicos consideran que hay rasgos que marcan realmente una separación entre lo vivo y lo no vivo, y que dicha separación no depende de convenciones humanas o de intereses clasificatorios.

Es cierto que si las fronteras de la vida fueran irremediablemente borrosas —es decir, si la separación entre vida y no-vida fuera tan gradual que el tramo entre lo no vivo y lo vivo fuera un continuo—, la decisión de atribuir vida a un ente determinado, en algunos casos al menos, tendría un carácter convencional. En tales circunstancias, como reconocía Margaret Boden, el concepto de vida sería negociable. No obstante, si bien hay casos dudosos o intermedios, como los virus, no es de esperar que esos casos se multipliquen hasta borrar cualquier separación posible basada en propiedades reales. Los casos de atribución dudosa, y en esto el ejemplo de los virus nos vale, no harían que la división entre lo vivo y lo no vivo fuera por completo convencional. Sólo pondrían de manifiesto que, a falta de una mayor profundización en la cuestión, estos casos dependen de decisiones fundamentadas pero revisables a la luz de nueva información que permita un juicio más preciso. Así, la existencia de casos dudosos de oro antes de que el oro fuera caracterizado por su número atómico y existiera la tecnología adecuada para establecer con seguridad la composición química de un material no hacía que el concepto «oro» fuera convencional. Por otra parte, las clases naturales no tienen por qué tener fronteras perfectamente definidas. Si se acepta, por ejemplo, que las especies biológicas son clases naturales, éstas tienen fronteras espacio-temporales, pero son fronteras borrosas. Es imposible decir, al menos para la mayoría de las especies, que tuvieran un comienzo claramente delimitado en el tiempo. Y, sin embargo, eso no significa que no tengan un límite temporal hacia el pasado, puesto que claramente hubo momentos en el tiempo en el que todavía no existían.

La segunda alternativa es que el término «vida» no designe a una clase de entidades, sino a una entidad individual. Como veremos más adelante, una propuesta análoga fue realizada por Michael Ghiselin (1974) y David Hull (1976 y 1978) con respecto a las

especies biológicas. Esta alternativa aportaría además una buena explicación de ciertas peculiaridades de la biología como ciencia frente a la física y a la química, como, por ejemplo, la ausencia —así lo creen muchos— de leyes universales biológicas.

Una dificultad importante con la que se encuentra esta alternativa es que los individuos poseen cohesividad interna, es decir, sus elementos o partes mantienen entre sí una estrecha red de relaciones. La ecología y la teoría de la evolución nos enseñan que la única vida que conocemos, la vida en la Tierra, cumple, al menos en algún grado, esa característica; pero ¿qué pasaría si encontráramos alguna vez vida extraterrestre? ¿Habría que considerar que «vida terrestre» designa a un individuo o población de individuos y «vida marciana» (si la hubiera) a otro individuo o población de individuos y así sucesivamente, sin que pudiera decirse que todos ellos pertenecen a un único genero natural? No necesariamente. En primer lugar, y como salida radical, cabría negar que la cohesividad sea una propiedad exigible a todos los individuos (cf. J. Wilson 1999, pp. 61-62). En segundo lugar, si hemos de atender a algunos científicos, no es descabellada la hipótesis de que la vida se haya ido propagando de planeta en planeta a través del espacio, presentando por tanto una cierta cohesividad interna (cf. Davies 2000). Pero, incluso si no hubiera sido así, si hubiera finalmente en el Universo diferentes tipos de vida que jamás hubieran tenido contacto entre sí y carecieran de toda relación pasada, podríamos apelar todavía a una cohesividad potencial, esto es, a la potencialidad de establecer relaciones entre ellas una vez que entraran en contacto, aunque ese contacto no se hubiera producido hasta el momento. Bien es verdad que esto llevaría a una conclusión extraña: si los distintos tipos de vida son en realidad partes de un todo que es la vida en el Universo, y no elementos del conjunto de las cosas vivas, tendríamos que admitir que esas partes se formaron con total independencia unas de otras, aun cuando el resultado final forme, al menos potencialmente, un todo.

Existe, sin embargo, una tercera posibilidad que aún no hemos contemplado y que presenta menos dificultades que las anteriores, a saber: que la vida sea un género o clase natural pero que no sea caracterizable mediante un conjunto de propiedades necesarias y

suficientes. Ésta es, de nuevo, una posibilidad que también ha sido ensayada en el debate sobre las especies y que podría ser extrapolada con beneficio al problema de la definición de vida. Según los defensores de esta tesis, las clases naturales no tienen por qué venir caracterizadas por una serie de propiedades esenciales, sino que pueden limitarse a compartir un cierto grupo (*cluster*) de propiedades que se apoyan unas a otras en cierta medida, sin que ello obligue a que en todos los casos se den siempre juntas.

Aplicado esto al problema de la definición de «vida», desde este enfoque las definiciones al uso que suelen listar una serie de características de la vida que, sin embargo, no son condiciones necesarias y suficientes serían aceptables como definiciones no esenciales de un género natural. Esta posición se alejaría tanto del esencialismo tradicional que busca una definición universal de vida a partir del establecimiento de sus condiciones esenciales, como del escepticismo que no ve posible más que un conjunto más o menos vago, arbitrario, contextual y variopinto de características habitualmente presentes en los seres vivos. Si consideramos la vida como una agrupación de propiedades que se apoyan mutuamente, no habría un conjunto cerrado e inamovible de condiciones necesarias y suficientes de la vida, y en esto habría que darle la razón al convencionalista o al escéptico. Pero esta agrupación tendría cierta capacidad explicativa, ya que estaría abierta al esclarecimiento de las causas que hacen que tales rasgos se mantengan y refuercen entre sí, cosa que no sucedería con una mera agrupación arbitraria. Con esto se renuncia a una *definición esencial* de vida en el sentido tradicional, pero no a una *definición descriptiva* fundamentada y con poder explicativo (o, como Richard Boyd prefiere llamarla, a una «definición programática»).

Al mismo tiempo, esto explicaría por qué no han tenido éxito los intentos de proporcionar una definición unificada de vida que la cifre en un solo proceso o que la reduzca al despliegue de una única función. La enumeración de propiedades a las que recurren la mayoría de las definiciones dadas no es un signo de fracaso, sino una consecuencia de la propia naturaleza de la vida. La vida es una clase natural, pero se conforma como tal por medio de una agrupación de propiedades que no constituyen juntas una «esencia» de la vida. A diferencia del convencionalismo, esta postura deja

abierta a la investigación empírica una cada vez más ajustada determinación de las características que pueden servir mejor para caracterizar la vida.

3
La teoría de la evolución por selección natural

3.1. Breve historia de una buena idea

El 12 de febrero del año 1809 nació Charles Darwin, el padre intelectual de una idea que sigue levantando polémica y sigue siendo imprescindible a pesar de todo para entender cómo es la vida en este planeta (y según muchos, allá donde ésta pueda encontrarse): la teoría de la evolución por selección natural. Una idea que significó la refundación de los estudios sobre la vida desde unas nuevas bases teóricas. Darwin no inventó el concepto de evolución. Otros autores, como el francés Lamarck, en su libro de 1809, *Philosophie zoologique,* o su propio abuelo Erasmus Darwin, ya habían defendido la heterodoxa y extraña doctrina «transformista», que es como por entonces se la conocía. En 1844 se publicó anónimamente el libro del periodista escocés Robert Chambers titulado *Vestiges of the Natural History of Creation*, una obra muy especulativa y de bajo nivel científico, que recibió innumerables críticas, pero que contribuyó a poner en primer plano el problema del origen de las especies desde planteamientos evolucionistas. El mérito de Darwin estuvo en dotar al «transformismo[19]» de un mecanismo plausible —la selección natural— que explicara el cambio evolutivo y en apoyarla con innumerables ejemplos obtenidos a lo largo de una extensa y exitosa carrera como naturalista. A estos dos fines están dedicadas las páginas de su obra más conocida, *El origen de las especies,* en la forma de lo que el propio Darwin llamó «un largo argumento». Algunos de los ejemplos que Darwin cita en ella fueron recogidos durante sus cinco años de viaje a bordo del *Beagle*, un barco cuya misión era trazar mejores mapas de la costa sudamericana. Ese viaje fue decisivo en su carrera, y nada habría sido igual sin él. No obstante, y aunque el asunto sigue generando alguna controversia, Darwin no llegó a las tesis evolucionistas mientras navegaba en el *Beagle,* como muchas veces se dice. Cuando desembarcó el 2 de

octubre de 1836 en el puerto de Falmouth, en Inglaterra, seguía siendo un fijista, es decir, pensaba que las especies fueron creadas por Dios tal como son en la actualidad, como lo pensaban la práctica totalidad de los naturalistas de prestigio en su tiempo. Es verdad que sus reflexiones sobre las tortugas y los sinsontes (un tipo de aves) de las islas Galápagos, las famosas islas situadas frente a la costa ecuatorianas, le llevaron a jugar hipotéticamente con la posibilidad de cambio en las especies, pero la cosa no fue más allá de expresar ciertas dudas al respecto [20].

Fue al año siguiente, en marzo de 1837, cuando tras revisar cuidadosamente sus datos y observaciones, y particularmente los especímenes recogidos en las Islas Galápagos, Darwin comenzó a especular claramente sobre la posibilidad de la transformación de unas especies en otras. El ornitólogo John Gould, una autoridad en la clasificación de aves, había señalado a Darwin que los pinzones recogidos en las Galápagos eran especies diferentes. Si bien Darwin albergó durante un tiempo sus dudas sobre la clasificación de Gould, este dictamen le condujo a pensar que lo que en la actualidad parecían ser especies diferentes de pinzones, pudieron haber sido con anterioridad variedades distintas descendientes de una especie original proveniente del continente, y que, con el tiempo, esas variedades fueron adaptándose cada vez más a las condiciones de las islas, dando lugar así a especies distintas. No obstante, no puede decirse que su conversión al evolucionismo fuera el resultado exclusivo de esta notificación de Gould. Ésta fue una pieza más en un proceso que comenzó a tomar cuerpo a medida que iba recibiendo informaciones de diferentes expertos acerca de los fósiles y de otros especímenes que había recolectado durante su viaje; informaciones que en muchos casos venían a corregir errores de clasificación cometidos por Darwin. No deja de ser significativo que Darwin no mencione expresamente los pinzones de las Galápagos en su obra magna, *El origen de las especies*. Si no lo hizo, fue porque no lo consideraba un elemento tan decisivo como posteriormente dijeron algunos de sus biógrafos.

El empujón definitivo para proseguir este camino se lo proporcionó la lectura en septiembre de 1838 del libro del economista Thomas Robert Malthus, *Ensayo sobre el principio de la población*. En él encontró la pieza que le faltaba para que el

rompecabezas encajara: la idea de una dura lucha por la existencia en la que sólo los más aptos sobreviven. Malthus afirmaba que en los seres vivos, y en particular en la población humana, se da una tendencia a crecer en progresión geométrica, mientras que los recursos alimenticios disponibles sólo aumentan en progresión aritmética. Esta tendencia hace que la población se mantenga al límite de la subsistencia y que muchos individuos mueran en la indigencia cada generación. La limitación de los recursos ejerce sobre la población una «constante presión restrictiva». Ésa es la base sobre la que se asienta la teoría de Darwin. Una afirmación que suele ponerse, no en sus palabras, sino en las de un filósofo de la época, el también británico Herbert Spencer: «La supervivencia de los más aptos(5)». Pero dado que esta frase ha producido no pocos malos entendidos quizás sea mejor exponer su contenido de forma algo más precisa.

La teoría darwinista —según veremos con más detalle— afirma que los rasgos complejos que poseen los seres vivos se forman en un proceso gradual que implica tres factores esenciales. En primer lugar, en toda población existe una amplia variación en los rasgos que poseen los individuos (altura, tamaño, velocidad, agresividad, resistencia a enfermedades o a parásitos, etc.). En segundo lugar, puesto que los recursos casi siempre son escasos con respecto a las capacidades reproductivas de los organismos, en la naturaleza se da una dura lucha por la existencia, y aquellos individuos que posean ciertas variedades apropiadas de esos rasgos tendrán ventaja sobre otros individuos en esa lucha, es decir, serán individuos que sobrevivirán mejor y dejarán una descendencia más abundante. En tercer lugar, muchos de esos rasgos serán heredables y podrán pasar a la descendencia, con lo que los individuos seleccionados dotarán a las generaciones futuras con los rasgos que han resultado ventajosos. Este proceso continuado en el tiempo es el que explica la evolución de las especies vivas y su adaptación, a veces tan maravillosa, a las condiciones del entorno.

La idea era tan arriesgada que Darwin, ya en ese momento un naturalista de prestigio, no se atrevió a publicarla y pospuso el asunto más de veinte años. Durante ese tiempo fue madurándola, buscando nuevos datos en que apoyarla, y esbozando el modo de presentarla ante el público. Uno de los principales trabajos de

Darwin durante ese periodo fue un extenso y muy documentado tratado sobre los cirrípedos, un grupo de crustáceos al que pertenecen los percebes. Esa investigación le sería muy provechosa, pues le permitió mejorar sus conocimientos y su práctica en los métodos de la taxonomía, en anatomía comparada y en otros ámbitos de la biología, además de proporcionarle buenos ejemplos para su teoría evolucionista. Acerca de este silencio de Darwin, Carlos Castrodeza (1988b, p. 123) afirma: «No es de extrañar en absoluto que Darwin realizara de una manera privada sus investigaciones y especulaciones sobre el origen de las especies; sencillamente, la publicación de sus ideas en ese sentido se verían por la comunidad de sus congéneres como una falta de profesionalidad imperdonable en un neófito por muy brillante que éste fuera». La publicación de las tesis de Darwin vino forzada finalmente por un acontecimiento inesperado; la recepción de una carta del naturalista Alfred Russel Wallace en la que éste le pedía ayuda para publicar las conclusiones a las que había llegado en su trabajo de campo en las Molucas y que eran, sin que Wallace lo supiera, similares a las de Darwin. *El origen de las especies* se publicó en 1859, cuando Darwin contaba ya con medio siglo de vida.

Otra de las aportaciones originales de Darwin en este libro es la del origen común de toda la vida en este planeta. Todos los seres vivos actuales descendemos de un organismo primigenio y toda la variedad de que presenta la vida es, por tanto, el fruto de la evolución a partir de este comienzo único. Esta afirmación de Darwin ha recibido un apoyo decisivo con los datos aportados por la biología molecular en las últimas décadas, que señalan la universalidad del código genético. O dicho de otro modo, todos los seres vivos compartimos el mismo alfabeto biológico en el que se escriben las instrucciones que permiten a nuestras células construir, desarrollar y mantener nuestro organismo.

Después de la publicación de *El origen*, las ideas evolucionistas alcanzaron una extensa aceptación en la comunidad científica. Sin embargo, las tesis de Darwin sobre la selección natural como mecanismo principal de esa evolución no encontraron tan favorable acogida. A ello contribuyó en no poca medida el hecho de que Darwin no pudo explicar nunca satisfactoriamente el origen de la

variación, ni tenía una teoría de la herencia capaz de encajar con sus propuestas (cf. Mayr 1992, cap. 8). Asumía, aunque con dudas, la vieja teoría hipocrática de la pangénesis, según la cual todas las partes del cuerpo aportan a través de la sangre material heredable (gémulas) a los órganos reproductores. La descendencia llevaría una mezcla de todos los caracteres de los padres. Ahora bien, si esto es así, lo esperable era que toda innovación en los caracteres, que toda nueva variación introducida, terminara por diluirse tras sucesivas generaciones de mezcla continua. ¿Por qué, sin embargo, no termina por diluirse todo cambio? La respuesta a esta pregunta no pudo llegar hasta que fueron conocidos los trabajos del monje agustino Gregor Mendel sobre la transmisión hereditaria de caracteres en los guisantes. En esos trabajos, que permanecieron ignorados por la comunidad científica hasta su redescubrimiento en 1900, Mendel mostró que la herencia es particulada; que existen ciertas unidades de la herencia (hoy denominadas «genes»), formando pares para cada rasgo. Cada progenitor contribuye con una de esas unidades pares en la formación del cigoto. De este modo, esas unidades son estables, no se mezclan, sino que se transmiten generación tras generación en la misma forma que tenían en un primer momento, salvo que, en muy rara ocasión, sufran alguna mutación.

Por otra parte, Darwin nunca abandonó del todo las ideas lamarckianas (ver glosario) acerca de la herencia de los caracteres adquiridos y del uso o desuso de un órgano como factores causales de la evolución**(6)**. Consideraba que la selección natural era sólo uno de los mecanismos de la evolución, si bien el principal. Fue el evolucionista August Weismann quien, en su ensayo de 1883, titulado *Sobre la herencia*, rechazó de plano estos remanentes lamarckianos. Poco después se acuñó el término «neodarwinismo» para designar este darwinismo sin la herencia de los caracteres adquiridos. Weismann, pues, fue más lejos que el propio Darwin al afirmar la «completa suficiencia» de la selección natural.

Tras un largo periodo de declive a finales del siglo XIX y principios del XX, en el que surgieron serios rivales a la selección natural como explicación de la evolución (cf. Bowler 1992 y 2003) —rivales como el neolamarckismo, el saltacionismo y el ortogeneticismo (ver glosario)—, las ideas de Darwin fueron

remozadas y armonizadas con la teoría de la herencia de Mendel en los años treinta y cuarenta del siglo XX, en lo que se conoce como «Teoría Sintética de la Evolución» o también la «Síntesis Moderna». Esto les dio el impulso definitivo para que se convirtieran en la única explicación convincente y suficientemente detallada de la evolución de las especies, abandonándose de forma casi unánime las explicaciones que hasta entonces rivalizaron con ella. Los principales protagonistas de esta síntesis teórica fueron Theodosius Dobzhansky, Julian Huxley, George Gaylord Simpson, G. Ledyard Stebbins y Ernst Mayr. Pero tuvo un apoyo fundamental en los logros teóricos realizados por Ronald A. Fisher, John B. S. Haldane y Sewall Wright. Estos tres últimos autores realizaron en los años veinte y treinta un importante trabajo matemático acerca del modo en que los genes cambian sus frecuencias de distribución en una población, fundando con ello la genética de poblaciones. Mostraron, entre otras cosas, que pequeños cambios genéticos beneficiosos para el organismo podían fijarse en una población al cabo de pocas generaciones. Dobzhansky, en su libro de 1937, *Genetics and the Origin of Species*, integró estos avances en genética en el cuerpo teórico del neodarwinismo, mientras que Mayr, en *Systematics and the Origin of Species*, publicado en 1942, ofreció una explicación detallada del proceso de especiación y Simpson, en *Tempo and Mode in Evolution*, de 1944, aplicó todos estos avances a la explicación del registro fósil.

De acuerdo con la Teoría Sintética, los cambios en las frecuencias génicas que constituyen la evolución de una población(7) son debidos a dos tipos de mecanismos: por un lado, las modificaciones debidas a factores aleatorios (deriva genética, mutación, migración, etc.); por otro lado, el mecanismo descubierto por Darwin, la selección natural. Quedan excluidos por completo procesos de tipo lamarckiano en los que la información pasa supuestamente del ambiente al material genético del organismo y de ahí a su descendencia. Es decir, queda excluida la herencia de caracteres adquiridos. Además, en los cambios macroevolutivos, en particular, los que tienen que ver con la cladogénesis (división de un linaje evolutivo en dos o más linajes diferentes), los procesos que intervienen son exactamente estos mismos. En otras palabras, no hay diferencias en los procesos subyacentes en la cladogénesis y la

anagénesis (cambios evolutivos dentro de un mismo linaje). Todos los cambios, tanto en un caso como en el otro, son graduales. Como argumentó Simpson, no hay grandes saltos, ni macromutaciones viables. La Teoría Sintética enfatizó este aspecto graudalista de las ideas de Darwin. Esta igualdad en los procesos subyacentes en los niveles micro y macroevolutivo no implica, sin embargo, que podamos predecir las tendencias o los patrones macroevolutivos a partir de inferencias elaboradas sobre los cambios microevolutivos. Estos patrones o tendencias sólo pueden establecerse empíricamente (cf. Stebbins y Ayala 1981).

Pese al título de su principal obra, Darwin dice poco en ella acerca del modo en que surgen las nuevas especies, aunque ciertamente dice cosas importantes, como, por ejemplo, que el aislamiento geográfico, la extensión de la zona que se ocupa y la variabilidad son factores importantes en la aparición de nuevas especies. El proceso de especiación fue, sin embargo, una preocupación central en la Teoría Sintética, y de él se ocuparon fundamentalmente Dobzhansky y Mayr. El modo fundamental de especiación (aunque no el único) que propusieron es lo que se conoce como «especiación alopátrica» o por segregación geográfica. Las nuevas especies se originan debido a la creciente diferenciación genética que se da en una población que queda aislada, por los motivos que sea, de la población principal. Esta diferenciación hace finalmente que los individuos de ambas poblaciones no puedan tener descendencia fértil aunque volvieran a encontrarse.

A partir de la consolidación de la Teoría Sintética, la idea de la evolución por selección natural ha ido extendiendo su influencia y su capacidad explicativa a campos muy diversos, desde la inmunología a las ciencias sociales. Hasta tal punto es así que no sería en absoluto exagerado decir que Darwin es el científico que más ha influido en la configuración de la cultura contemporánea. Otras teorías, como la Teoría Cuántica, han constituido la base de nuestra tecnología actual y en esa medida han posibilitado el éxito material de esa cultura. Otros científicos, como Einstein, representan mejor que Darwin en la imaginación popular al científico genial, creativo y preocupado por cuestiones filosóficas y político-sociales. Pero, se reconozca o no de forma explícita, el darwinismo en su versión contemporánea ha proporcionado los

elementos centrales para una explicación naturalista de nuestra existencia como especie y del modo en que la vida se ha desplegado en este planeta. Una aportación así —una idea tan «peligrosa», como dijo de ella, con aprobación, el filósofo Daniel Dennett— no podía desde luego pasar desapercibida para la filosofía, la literatura, la psicología, la sociología, la teología, y otros muchos ámbitos de la cultura. Eso no significa que esta naturalización de lo humano haya sido aceptada mayoritariamente o haya sido bien recibida por todos. Las resistencias al darwinismo son fuertes, como muestra el caso de los Estados Unidos, donde los tribunales han tenido que intervenir varias veces para que en las escuelas no sea presentado como una explicación más entre otras igualmente posibles, entre ellas muy principalmente la del libro del Génesis. No obstante, pese a estas resistencias, y a pesar también de que los biólogos son cada vez más conscientes de que la teoría de Darwin —como todas— tiene sus limitaciones, el darwinismo sigue incrementando su poder heurístico. No se trata, o al menos no debería tratarse, de reducir todos los aspectos de los seres vivos ni de la cultura humana a productos de la evolución. No todos lo son. Pero no tenemos por el momento una mejor explicación científica del origen de la complejidad en la naturaleza. Y esto tiene implicaciones también sobre la conducta humana, puesto que nuestro cerebro es uno de los sistemas naturales más complejos que existen.

3.2. ¿Qué dice la teoría darwinista de la evolución?

El esqueleto lógico de la teoría darwinista de la evolución por selección natural, tal como lo describió en su día el biólogo Richard Lewontin, consta de tres componentes esenciales: *variación fenotípica* (en cualquier población los individuos presentan variaciones en sus rasgos observables, ya sean morfológicos, fisiológicos o conductuales), *aptitud diferencial* (*differential fitness*) (dado un cierto entorno, los individuos tienen diferente capacidad de supervivencia y éxito reproductivo en función de su variación fenotípica), y *heredabilidad de la aptitud* (las características que contribuyen a mejorar la aptitud de los individuos pueden transmitirse de padres a hijos) (cf. Lewontin 1970). Podemos decir de forma más resumida: variación, selección (o reproducción

diferencial) y heredabilidad. Esta forma de presentar la teoría darwinista, que por supuesto vale también para su versión actual, ha hecho fortuna y es citada muy a menudo como el contenido central de dicha teoría.

En un trabajo posterior, sin embargo, Lewontin lo expuso de una forma ligeramente distinta, desglosando en dos tesis la idea de la aptitud diferencial, una de las cuales sería un principio explicativo mientras que la otra sería un principio puramente «mecánico», según su expresión. La evolución estaría basada en los siguientes principios:

1. Hay una variación en morfología, fisiología y conducta entre los individuos de una especie (Principio de Variación).
2. La variación es en parte heredable de modo que la descendencia se parece más a sus padres que a otros individuos no relacionados (Principio de Herencia).
3. Algunas variantes dejan más descendencia que otras (Principio de Selección Natural).

A estos tres principios mecánicos que son necesarios y suficientes para que se dé el cambio evolutivo por selección natural, hay que añadir un cuarto principio explicativo:

4. La razón de que algunas variantes dejen más descendencia que otras es que son más capaces de afrontar los desafíos del entorno, bien sea en la competencia con otros organismos por los recursos en momentos de escasez, bien sea por la presión fisiológica**(8)**.

(Lewontin 1982, pp. 153-4).

Tal como se presenta en esta última caracterización el proceso evolutivo, cabe afirmar que (1) y (2) son hechos constatables, y bien constatados ya en la época de Darwin por los criadores de animales. No hay, por tanto, aquí ninguna novedad. En cambio, (3) sería el hecho que Darwin pretende establecer a través de los numerosos ejemplos citados en *El origen de las especies*, mientras que (4) sería la justificación que ofrece de (3) en dicha obra. De modo que, yendo al meollo de la cuestión, la auténtica novedad teórica del darwinismo es el establecimiento de (3) y su explicación a través de (4): la reproducción diferencial de los individuos en una población suele ser consecuencia de las diferentes capacidades de los organismos para vencer en «la lucha por la existencia». A su vez, esa lucha por la existencia es el resultado inevitable de que en la naturaleza los recursos son generalmente escasos y el potencial de crecimiento de una población es mayor del que realmente puede sostenerse sobre esos recursos limitados, lo que impide que todos los individuos se reproduzcan o que lo hagan con igual éxito. Como esas diferentes capacidades para enfrentarse a los retos del entorno y tener más éxito reproductivo vienen dadas habitualmente por la posesión de ciertos rasgos fenotípicos —que se consideran por ello como adaptativos a dicho entorno—, y algunos de esos rasgos son heredables, el resultado será una «descendencia con modificaciones» (*descent with modifications*), esto es, una evolución de las poblaciones de organismos. En pocas palabras, la explicación darwinista de la reproducción diferencial de los organismos es que aquellos individuos que están mejor adaptados a su entorno están más capacitados para vencer en la lucha por la existencia y tienden, por tanto, a dejar más descendientes en las siguientes generaciones. Es así como los rasgos adaptativos se extienden y llegan a estabilizarse en una población.

Darwin lo expone del siguiente modo en *El origen de las especies* (1872, pp. 102-103):

> Si bajo las condiciones variables de la vida, los seres orgánicos presentan diferencias individuales en casi todas las partes de su estructura, y esto no puede cuestionarse; si hay,

> debido a su tasa geométrica de crecimiento, una dura lucha por la supervivencia en alguna época, estación o año, y esto tampoco puede cuestionarse; entonces, considerando la infinita complejidad de las relaciones de todos los seres orgánicos entre sí y con sus condiciones de vida, que hace que sea ventajosa para ellos una diversidad infinita en estructura, constitución y hábitos, sería un hecho de lo más extraordinario que ninguna de las variaciones que han ocurrido hubiese sido útil para el bienestar de cada ser, de la misma manera que tantas variaciones útiles le han ocurrido al hombre. Pero si alguna vez ocurren variaciones útiles para un ser orgánico, no cabe duda de que los individuos así caracterizados tendrán la mejor oportunidad de ser preservados en la lucha por la existencia; y por el poderoso principio de la herencia, éstos tenderán a producir una descendencia con similares características. He llamado Selección Natural a este principio de preservación o supervivencia de los más aptos. Él conduce a la mejora de toda criatura en relación con sus condiciones orgánicas e inorgánicas de vida; y en consecuencia, en la mayor parte de los casos, a lo que puede ser considerado como un progreso en la organización. Sin embargo, las formas inferiores y simples de vida perdurarán durante mucho tiempo si están bien adaptadas a sus condiciones simples de vida.

En realidad puede afirmarse que, no sólo los seres vivos, sino cualquier otra entidad que cumpla estos requisitos de presentar variación en rasgos heredables y ser capaz de hacer copias no idénticas de sí misma, dependiendo el éxito en la realización de dichas copias de algunos de los rasgos heredables que ofrecen variación, es una entidad sometida a un proceso de evolución darwinista. Por ejemplo, el mismo modelo ha sido aplicado con bastante éxito al modo en que, en nuestro sistema inmunológico, los anticuerpos consiguen acabar con los antígenos.

Obsérvese igualmente que la evolución es un resultado inevitable de un proceso de este tipo. Por eso, el filósofo Daniel Dennett (1995, pp. 48 y ss.) ha calificado a la selección natural como un proceso «algorítmico». Esto quiere decir que se trata un proceso formal que conduce siempre y de forma mecánica al mismo

tipo de resultados (en este caso, la adaptación al medio), aunque, claro está, el resultado concreto varíe en cada caso en función del *input* del que se parta. Las reglas que aprenden los niños en el colegio para hacer multiplicaciones de números de dos cifras o más son un ejemplo de algoritmo. Un programa de ordenador, como éste que utilizo para escribir este texto, es también un algoritmo.

La *primera tesis* nuclear de la teoría de la evolución de Darwin es, pues, que en toda población se da una variación entre los distintos organismos, y que esa variación es aleatoria. Variación aleatoria significa que los rasgos novedosos no aparecen en los organismos porque éstos los necesiten, sino que lo hacen por causas completamente independientes de dichas necesidades. En otras palabras, la variación no está dirigida desde el organismo para enfrentarse así mejor a las exigencias del ambiente y para mejorar su adaptación. Qué mutación se producirá en un momento dado es algo que no puede ser predicho. Aunque esto no implica, claro está, que esa variación no obedezca a causa alguna o que no se den ciertas regularidades en su génesis (por ejemplo, las mutaciones en la guanina son mucho más frecuentes que en los otros nucleótidos). Darwin no pudo saber cuáles eran las causas de estas variaciones, pero hoy sí conocemos las principales: (1) las mutaciones genéticas debidas a causas físicas (rayos ultravioleta o choques térmicos, por ejemplo) o químicas (sustancias mutagénicas, como algunos pesticidas) o a simples errores de copia del ADN; (2) la recombinación del material genético, fundamentalmente mediante el proceso de sobrecruzamiento de cromosomas durante la meiosis; (3) las mutaciones cromosómicas (deleciones, duplicaciones, poliploidía, translocaciones, etc.); y (4) la hibridación y el intercambio de material genético o transferencia horizontal de genes entre diversas especies, sobre todo en procariotas. Ninguno de esos procesos actúa de modo que las nuevas variantes surgidas mejoren necesariamente la adaptación de los individuos. El resultado final puede ser tanto perjudicial como beneficioso para el organismo, y, de hecho, la mayor parte de las veces (a no ser que sea inocuo) es perjudicial.

La *segunda tesis* es que algunas de estas variaciones son hereditarias. Darwin, como hemos dicho más arriba, carecía de una teoría de la herencia que pudiera encajar bien con su visión de la

evolución, pero la tesis de que ciertas características de los organismos son heredables podía darse por sentada a la vista del modo en que se aprovechan de tal circunstancia los criadores de animales. Cruzando individuos con unos rasgos determinados distintos a los del resto de la población pueden obtenerse descendientes que tengan esos mismos rasgos.

La *tercera tesis* afirma la existencia de una reproducción diferencial entre los organismos de una población. No todos los individuos que componen una población tienen igual éxito reproductivo, sino que unos dejan mayor numero de descendientes que otros. En este hecho de la reproducción diferencial es en lo que consiste la selección natural: unos individuos dejan más descendencia que otros, o, en terminología más técnica, unos individuos tienen mayor *eficacia biológica* (*fitness*) que otros.

La *cuarta tesis* explica cómo se da esta reproducción diferencial. Unos organismos están mejor adaptados que otros al entorno en el que se encuentran y esto les proporciona una ventaja, por ligera que sea, en la lucha por la supervivencia y la reproducción. Esta mejor adaptación consistirá en la posesión de rasgos funcionales que superan en el manejo del medio a los de los demás individuos de una población. Por ejemplo, poseen mayor resistencia a las enfermedades, mayor eficiencia en el uso de recursos, mayor habilidad para escapar de los depredadores, mayor resistencia a los parásitos, etc. Dado que no hay recursos suficientes para que sobrevivan todos los descendientes de todos los individuos, es de esperar entonces que sean los individuos mejor adaptados los que, por lo general, consigan dejar más descendientes y que sean, por tanto, los que transmitan sus características en mayor proporción a las siguientes generaciones. De esta manera la especie va cambiando y puede ir afrontando los cambios en el entorno. Si, por alguna razón, no se produce esta ventaja relativa de unos individuos sobre otros, la selección natural no puede actuar, y cualquier evolución en la población se debería a cambios azarosos.

El concepto de adaptación al medio (ver glosario), que está en la base de la teoría, era previo al darwinismo[21]. Procedía de la teología natural y, de hecho, era un puntal básico del argumento del diseño, que se empleaba para probar la existencia de Dios. Así es como lo usó el filósofo británico William Paley en su libro

Natural Theology, una obra publicada en 1802 y que alcanzó en su momento una gran difusión e influencia. Según Paley, las maravillosas adaptaciones que muestran los seres vivos a su ambiente, el modo sofisticado y complejo en que sus órganos llevan a cabo determinadas tareas o la forma en que se acoplan unos organismos con otros para el correcto aprovechamiento de los recursos, es señal ineludible de un diseño en la naturaleza. Ahora bien, continuaba argumentando Paley, no puede haber diseño sin diseñador. Pensar lo contrario sería tanto como encontrar un reloj durante un paseo por el campo y creer que el reloj ha estado allí desde siempre, como si fuera igual que una piedra cualquiera, y no el fruto del trabajo de un relojero. Por lo tanto, debe existir un Diseñador de la complejidad natural. Mediante su idea de la selección natural, Darwin fue capaz de proporcionar una explicación alternativa, puramente naturalista esta vez, de la existencia de ese aparente diseño en los seres vivos, es decir, de la existencia de la adaptación. Hace ya un siglo, el filósofo John Dewey captó perfectamente la sustancia de este asunto:

> La maravillosa adaptación de los organismos a su entorno, de los órganos al organismo, de las partes diferenciadas de un órgano complejo —como el ojo— al órgano mismo; la anticipación de las formas superiores en las más inferiores; el modo en que los estadios iniciales de crecimiento preparan los órganos que sólo más tarde encontrarán su función; todas estas cosas fueron reconociéndose cada vez mejor con el progreso de la botánica, la zoología, la paleontología y la embriología. En conjunto añadían un prestigio tal al argumento del diseño que, hacia finales del siglo XVIII, éste constituía el punto central de la filosofía teísta e idealista en tanto que corroborado por las ciencias de la vida orgánica.
>
> El principio darwiniano de la selección natural segó justo por debajo de esta filosofía. Si todas las adaptaciones orgánicas se deben meramente a la variación constante, y a la eliminación de aquellas variaciones que resultan perjudiciales para la lucha por la existencia que acarrea una reproducción excesiva, nada exige una fuerza causal inteligente previa que las planifique y ordene. Los críticos

> hostiles acusaron a Darwin de materialismo y de hacer del azar la causa del universo. (John Dewey 1909, p. 55).

Así pues, como se suele decir, la teoría de Darwin nos mostró que es posible el diseño sin un diseñador. El proceso arriba descrito de variación al azar de rasgos heredables y selección natural, puede terminar produciendo con tiempo suficiente por delante todas esas maravillosas adaptaciones de los seres vivos que eran ya bien conocidas por la biología de mediados del XIX y que desde entonces no hemos hecho sino documentar con más amplitud. Esto no quiere decir, sin embargo, que, como se menciona al final la cita, Darwin hubiera hecho del azar la causa del universo. La variación de los caracteres de los organismos se produce al azar, en el sentido ya indicado, pero la selección natural no actúa al azar. Los organismos seleccionados no son los que han tenido más suerte, ni tiene cualquier organismo las mismas probabilidades de ser seleccionado que otro. Los organismos que tienen mayor probabilidad de sobrevivir y de reproducirse son aquéllos que poseen rasgos que les hacen estar mejor adaptados a su ambiente.

3.3. ¿Qué es la selección natural?

En esta pregunta se encierra uno de los principales problemas conceptuales de la teoría de Darwin, y así fue ya señalado por algunos de sus primeros críticos. En *El origen de las especies*, Darwin define la selección natural como el principio «por el cual toda ligera variación, si es útil, se preserva» (Darwin 1872, p. 49), y apunta unas páginas después que la selección natural es la «preservación de las diferencias y variaciones individuales favorables y la destrucción de las que son perjudiciales» (p. 63). Pero en la sexta edición de *El origen*, inmediatamente a continuación de esta última cita, y ante la crítica recibida de que esta idea parece atribuir la capacidad de elección consciente a la naturaleza, Darwin hace una aclaración reveladora:

> Sin duda, en el sentido literal de la palabra, *selección natural* es una expresión falsa; pero ¿quién pondrá nunca reparos a los químicos que hablan de las *afinidades electivas* de los diversos elementos? Y, sin embargo, no puede decirse

> estrictamente que un ácido elige la base con la cual se combina preferentemente. Se ha dicho que yo hablo de la selección natural como de una fuerza activa (*active power*) o una Deidad; pero ¿quién hace objeciones a un autor que habla de la atracción de la gravedad como si gobernase los movimientos de los planetas? Todos saben lo que significan e implican tales expresiones metafóricas, y son casi necesarias para la brevedad. (p. 63)

Como puede apreciarse, Darwin parece oscilar en estos textos entre dos significados distintos de selección natural: por un lado, la selección natural entendida como un resultado (la conservación de los rasgos favorables y la destrucción de los perjudiciales), y por otro, aunque reconoce que esto es una forma metafórica de hablar, como una fuerza o poder activo que hace que ese resultado se verifique. En el primer caso la selección natural se identifica con la reproducción diferencial de los organismos en función de poseer o no ciertos rasgos adaptativos. En el segundo, la selección natural sería más bien el proceso que conduce a ese resultado; un proceso en el que la selección, al modificar las frecuencias génicas, actúa como una *causa* de la adaptación de las poblaciones (cf. Brunnander 2007).

Los partidarios del primer enfoque consideran que el segundo postula algo innecesario, redundante. Para explicar la adaptación de los organismos no hace falta postular una fuerza que los seleccione por alguna razón, basta con comprender que ciertos organismos poseedores de ciertos rasgos que son adaptativos en un ambiente tienen más éxito reproductivo en dicho ambiente que otros organismos con otros rasgos distintos. Son esos rasgos los que le proporcionan la capacidad para enfrentarse a los retos del entorno y para tener por ello un mayor éxito reproductivo. Como estos organismos tienden a reproducirse más, el resultado final será una extensión de estos rasgos adaptativos entre los individuos de la población. Aunque no se debe olvidar que este resultado es probabilístico, es decir, podría no darse debido a ciertos factores aleatorios o a ciertas constricciones impuestas por la naturaleza de los organismos. En todo caso, no hay por qué añadir aquí ningún tipo de fuerza misteriosa actuando. Sólo hay organismos reproduciéndose más o menos debido a la posesión de ciertos

rasgos, y son éstos los únicos relevantes desde un punto de vista causal. Un defensor de esta posición la resume con estas palabras:

> Si se quiere explicar por qué un rasgo es prevaleciente en una población se debe citar el modo en que los rasgos de este tipo han contribuido a la supervivencia y reproducción de los individuos en el pasado. [...] Desde este punto de vista, la selección natural no es un concepto causal. Es meramente un recurso para representar cambios en las frecuencias génicas. [...] [L]a selección es simplemente una consecuencia de los rasgos que realizan una contribución causal sistemática a la supervivencia y reproducción de los individuos. La selección natural, aparentemente, es sólo la consecuencia de una colección de procesos causales que tienen lugar en el nivel del individuo. Para explicar el tipo de cambios en las frecuencias de los genes que se supone que debe explicar la selección natural, no hay necesidad de invocar una fuerza *distinta* operando sobre las poblaciones. (Walsh 2000, pp. 138-9)

A esto hay que añadir las dificultades conceptuales en las que se ve enredada la analogía entre la evolución por selección natural y la mecánica newtoniana. No está muy claro, por ejemplo, si podemos considerar a la deriva genética como una fuerza que contrarresta a veces a la otra fuerza de la selección natural (cf. Matthen y Ariew 2002).

Con todo, el segundo enfoque cuenta con una gran aceptación (cf. Sober 1984/1993 y Rosenberg y Bouchard 2005) [22]. Al fin y al cabo, entre los biólogos es normal hablar de la selección natural como *causante* de las adaptaciones de los organismos, cosa que no podría hacerse desde el enfoque anterior [23]. Se dice, por ejemplo, que la selección natural puede dar lugar, mediante acumulación de variaciones, a la aparición de rasgos complejos, cosa que no puede hacer la deriva genética. Y ciertamente, basta con leer al propio Darwin para comprobar que es muy difícil, cuando se habla de la selección natural, no utilizar un lenguaje que tienda a convertirla en una potencia o en una fuerza con poder causal (la selección «actúa» sobre los individuos, «genera» poblaciones mejor adaptadas, etc.). Su comparación con la selección artificial llevada a cabo por los

criadores de ganado es un acicate para ello. Por supuesto, esto no compromete necesariamente con ningún tipo de personificación de la selección natural al modo de un agente consciente. Se trata más bien de mostrar que lo importante aquí no es sólo un determinado resultado, sino las interacciones entre los organismos y el entorno que hacen posible y explican ese resultado.

Una postura integradora (cf. Stephens 2004) consiste en distinguir la selección como *producto* (que es en lo que pone el énfasis el primer enfoque) de la selección como *proceso* (que es lo que el segundo enfoque considera legítimo e imprescindible a la hora de entender cómo se logra la adaptación al medio). Ambas interpretaciones de la selección natural serían compatibles y tendrían de ese modo su papel explicativo, pudiendo cada una de ellas encontrar apoyo en los propios textos de Darwin. No es de sorprender, por ello, que éste siga siendo un tema de debate en la filosofía de la biología.

3.4. El adaptacionismo y el papel de las constricciones

En 1979 Lewontin y su compañero en Harvard Stephen Jay Gould publicaron un artículo que con el tiempo se haría famoso y que llevaba el título un tanto rimbombante de «Las enjutas de San Marcos y el paradigma panglossiano: una crítica del programa adaptacionista». En ese artículo llevaron a cabo lo que hoy se sigue considerando como una de las críticas más influyentes e interesantes a la pretensión de extender la explicación darwinista a todos los caracteres de los seres vivos. A esta pretensión, Gould y Lewontin la designaron como «adaptacionismo», pero un nombre más ajustado sería el de «panadaptacionismo».

Tal como ellos lo entienden, el adaptacionismo sería la afirmación de que todo rasgo de un ser vivo debe tener una función adaptativa y, por tanto, debe ser el producto de la selección natural. Con mayor o menor justicia —en ello no podemos entrar aquí— Gould y Lewontin identificaron este programa con la posición mantenida por Alfred R. Wallace y por August Weismann a finales del XIX, y denunciaron la tentación, que estimaban atribuible a muchos biólogos actuales, de pensar en estos mismos términos. Una tentación que les llevaba a buscar siempre una explicación

adaptacionista para cualquier rasgo fenotípico, sin más base en muchas ocasiones que la mera plausibilidad histórica de la explicación. En contra de esto, ellos argumentaban en el artículo que muchos rasgos aparentemente adaptativos son en realidad un mero subproducto de la selección natural y se deben a constricciones estructurales o del desarrollo más que a la acción directa de una presión selectiva.

El ejemplo que usaron para ilustrar esta idea, y que da título al artículo, es el de las enjutas (o pechinas, tanto da para nuestra exposición) de la basílica de San Marcos, en Venecia. Las enjutas son los triángulos que quedan entre dos arcos contiguos (si los arcos están dispuestos en ángulo recto, ese espacio se denomina «pechina»[9]). Es un lugar en el que los artistas han solido dejar obras de gran belleza, y la basílica de San Marcos es una excelente prueba de ello. Si embargo, es obvio que las pechinas no están ahí para que los artistas puedan dejar en ellas sus pinturas o esculturas. Son el mero resultado de poner dos arcos uno junto a otro. Una vez que están ahí por otra razón, como, por ejemplo, sostener una cúpula, proporcionan como subproducto un buen lugar para la expansión creativa de pintores y escultores.



Figura 3.1. Las pechinas de San Marcos, en Venecia

Gould y Lewontin aducían que los adaptacionistas que buscan en cualquier rasgo el influjo de la selección natural cometen el error ingenuo de quienes piensan que las enjutas han sido dejadas expresamente por los arquitectos para que los artistas tengan un lugar para decorar con más belleza y profusión la catedral. Este optimismo en la creencia de que todo tiene una función que cumplir y por eso está precisamente en el lugar en que está le llevó a darle al adaptacionismo el apelativo de «paradigma panglossiano». Como el lector podrá quizás sospechar, el nombre proviene del cuento de Voltaire titulado «Cándido o del optimismo». En él aparece un personaje, el doctor Pangloss, que, pese a todas las desgracias que padece a lo largo de la narración, siempre se mantiene en su convicción de que vivimos en el mejor de los mundos posibles. Al comienzo de la obra Pangloss declara los principios de su filosofía: «Las cosas no pueden ser de otra manera que como son. Nótese que las narices han sido creadas para llevar antiparras, y por eso antiparras tenemos; que las piernas fueron visiblemente instituidas

para que las enfundásemos, y tenemos calzones. […] Por consiguiente, los que afirman que "todo está bien", han afirmado una necedad, pues debieron decir que todo está lo "mejor posible"». Frente a este adaptacionismo ingenuo, Gould y Lewontin abogan por la consideración seria de explicaciones alternativas a la meramente adaptacionista, como hacía el propio Darwin. En ellas debe darse un papel central a factores estructurales, a constricciones filogenéticas, y en general, a elementos internos y externos al organismo que han podido intervenir en su historia evolutiva sin que sean el resultado de la selección natural.

Entre las réplicas que recibió el artículo estuvo la de Ernst Mayr, en un trabajo titulado «Cómo llevar a cabo el programa adaptacionista» (Mayr 1983). Mayr reconocía que Gould y Lewontin tenían razón en las deficiencias que señalaban, pero creía que éstas no se dan cuando el programa adaptacionista es llevado a cabo correctamente, como venían ya haciendo en su opinión los biólogos, una vez superadas la ingenuidades del pasado. Nunca es posible —argumentaba— demostrar que un rasgo es resultado del azar, sin embargo, sí que se puede establecer con una cierta probabilidad que un rasgo es el resultado de la selección natural. Mayr creía además que el programa adaptacionista estaba justificado por su capacidad heurística y éxitos explicativos que había venido proporcionando hasta el momento.

Es una cuestión debatible si Gould y Lewontin fueron justos en su artículo acerca del comportamiento real de los biólogos, y en particular de los biólogos evolucionistas, a la hora de realizar su trabajo[24]. Es innegable que ha habido excesos en el adaptacionismo y que, sobre todo en obras de tipo divulgativo, se ha escrito en ocasiones como si cualquier rasgo interesante pudiera y debiera tener una explicación adaptativa, o como si la selección natural fuera el único factor a tener en cuenta en la evolución de los seres vivos. El artículo contribuyó a disminuir esos excesos y a hacer más prudentes y documentadas las afirmaciones acerca de cómo pudo originarse un rasgo en una especie determinada. Desde su publicación, el papel de las constricciones filogenéticas, ontogenéticas y estructurales (ver glosario), de la deriva genética, de los efectos pleiotrópicos, de los efectos alométricos, etc. ha ido cobrando una importancia creciente en la explicación de la

evolución[25]. Los biólogos son hoy probablemente más precavidos que en décadas anteriores a la hora de dar por buena una determinada explicación adaptativa de un rasgo y exigen más pruebas empíricas que antes y más cribas metodológicas que permitan descartar explicaciones alternativas. Sus enfoques suelen ser más pluralistas y contemplan el papel que han cumplido las constricciones y los otros factores señalados. En la medida en que el artículo cumplió esa función, su influjo ha sido positivo. Pero no debe concluirse de ahí que el adaptacionismo es un programa muerto o un programa pseudocientífico. El defensor del darwinismo no es ni tiene por qué ser un panadaptacionista. Para él es una cuestión empírica determinar cuándo un rasgo puede ser considerado como una adaptación y cuándo no. Ni siquiera tiene que creer que la selección natural es siempre la principal fuerza evolutiva. Eso puede depender del contexto. Pero sí cree estar legitimado para defender que la mejor explicación que tenemos del modo en que se generan *estructuras complejas* en los seres vivos es la idea darwinista de la selección natural.

Peter Godfrey-Smith ha realizado una distinción muy clarificadora a estos efectos entre tres tipos de adaptacionismo, o lo que es igual, entre tres formas independientes de llevar a cabo el programa adaptacionista(10). Él distingue entre el adaptacionismo empírico, el adaptacionismo explicativo y el adaptacionismo metodológico. Éstas son las definiciones que proporciona de cada uno de ellos:

> *Adaptacionismo empírico*: La selección natural es una fuerza poderosa y ubicua, y existen pocas constricciones a la variación biológica que la alimenta. En gran medida es posible predecir y explicar el resultado de un proceso evolutivo atendiendo sólo al papel jugado por la selección. Ningún otro factor evolutivo tiene este grado de importancia causal.
>
> […]
>
> *Adaptacionismo explicativo*: El diseño aparente de los organismos así como las relaciones de adaptación entre los

> organismos y sus ambientes son las grandes cuestiones, los hechos asombrosos, en la biología. Explicar estos fenómenos es la misión intelectual central de la teoría de la evolución. La selección natural es la clave para resolver estos problemas —la selección es la gran respuesta—. Dado que responde a estas grandes cuestiones, la selección tiene una importancia explicativa única entre los factores evolutivos.
>
> […]
>
> *Adaptacionismo metodológico*: Para los científicos, el mejor modo de estudiar los sistemas biológicos es buscar rasgos distintivos de adaptación y buen diseño. La adaptación es un buen «concepto organizativo» para la investigación evolutiva. (Godfrey-Smith 2001, pp. 336-337)

Según Godfrey-Smith, el adaptacionismo suele ser identificado con la primera y más extrema variedad, el adaptacionismo empírico. Ésta es una circunstancia desafortunada, porque este tipo de adaptacionismo choca con lo que sabemos acerca de la enorme proporción de evolución neutral desde el punto de vista adaptativo que se da en el nivel molecular, así como con el hecho simple de las ligaduras genéticas(11), que impedirían una previsión mínimamente fiable del curso que tomará la evolución en algún tipo de organismos. No obstante, algunos de los defensores del adaptacionismo, como Kim Sterelny y Robert Brandom, se adhieren más bien a la segunda variedad, al adaptacionismo explicativo, para el cual la selección natural puede tener un papel cuantitativamente pequeño en la evolución, pero incluso así, es el papel más interesante, pues explica los rasgos fundamentales de los seres vivos[26]. El adaptacionismo explicativo adolece, sin embargo, de una debilidad importante, que es precisamente la que señalaron Gould y Lewontin en su artículo: resaltar la importancia de las adaptaciones frente a otros rasgos y procesos evolutivos manifiesta una preferencia de tipo filosófico que no tiene una base real. Es el ser humano, y en concreto el adaptacionista, el que concede importancia a las adaptaciones, pero ésta no es una opción obligatoria. En cuanto al adaptacionismo metodológico, puede argumentarse en su favor en la misma línea que siguió Mayr: habría

sido una estrategia fructífera en la ciencia, por lo que estaría justificado su arraigo entre los biólogos. Esta línea de defensa no está exenta de problemas, pues nada obliga a que los éxitos pasados continúen en el futuro ni prueban que el adaptacionismo siga siendo el mejor recurso teórico en el estado actual de la biología, pero aún así no es —tal como argumenta Godfrey-Smith— una posición irrazonable.

A partir de los años 80, el adaptacionismo ha encontrado un punto de contraste que ha contribuido a poner de manifiesto, esta vez de una forma más precisa, sus límites explicativos —lo que no significa, como algunos se apresuran a concluir, que el darwinismo sea cosa del pasado—. Más bien ha sido un aliciente para el despliegue de nuevas y fructíferas líneas de investigación: para lo que algunos han llamado una «Síntesis ampliada» (cf. Pigliucci y Müller 2010). El papel evolutivo de las constricciones y, de forma más amplia, el papel de las fuerzas y factores no selectivos, incluyendo aquí las fuentes de variabilidad, novedad y orden en las formas y estructuras orgánicas, está siendo subrayado con evidencias abrumadoras por una nueva disciplina conocida como «biología evolutiva del desarrollo» (*Evolutionary Developmental Biology*) o, en abreviatura, «evo-devo» [27]. Como su nombre indica, esta disciplina intenta integrar dos orientaciones hasta ahora separadas: la biología evolutiva y la biología del desarrollo [28]. Su objetivo central se sitúa en la dilucidación de tres complejos problemas: (a) la relación entre el desarrollo embrionario y la evolución; (b) cómo los procesos de desarrollo dan lugar a cambios evolutivos; y (c) cómo han evolucionado los propios procesos de desarrollo (cf. Robert, Hall y Olson 2001).

Entre otras aportaciones interesantes realizadas por evo-devo está el haber mostrado de forma empírica y detallada cómo cambios muy pequeños en los genes, cuando afectan a los procesos de desarrollo, pueden desencadenar cambios enormes en el fenotipo, abriendo de este modo la posibilidad de innovaciones evolutivas rápidas que el gradualismo darwiniano estricto prohibía. Muchas transformaciones evolutivas de gran calado se ven hoy como

consecuencias de cambios en los sistemas de regulación genética que controlan la expresión de los genes durante el desarrollo embrionario. Esto implica, entre otras cosas, que no debe establecerse una correlación entre la divergencia genética y la morfológica. Muy poca divergencia genética, si afecta a la regulación genética del desarrollo, puede dar lugar a grandes diferencias morfológicas. Por ejemplo, un cambio pequeño en las secuencias reguladoras del gen Ptix1 hace que en cierta especie de pez lacustre norteamericano apenas se desarrollen las espinas pélvicas. Por otro lado, los mecanismos de desarrollo constituyen constricciones o encauzamientos poderosos de las trayectorias evolutivas posibles. Los genes —ésta es quizás la primera lección a sacar— no lo son todo en la evolución. El estudio de los procesos de desarrollo se ha revelado como fundamental para entender los mecanismos epigenéticos (ver glosario) que operan en los cambios evolutivos. E incluso dentro de los mecanismos genéticos, el énfasis está puesto ahora en los procesos de regulación génica, de activación o desactivación de la expresión de los genes, más que en la búsqueda de relaciones directas entre genes y rasgos fenotípicos, puesto que, como se ha indicado, son los cambios evolutivos en estos procesos de regulación los que constituirían la pieza clave de la historia de la evolución de los organismos.

Aunque sobre esto se ha escrito mucho en los últimos años sin que hayan cesado las discrepancias, creo que hay razones de sobra para pensar que evo-devo no pone en cuestión el darwinismo *tout court*, sino sólo su universalización extrema o lo que podríamos llamar su «imperialismo» explicativo. De lo que se trata es de mostrar que la selección natural y las adaptaciones no agotan los factores a tener en cuenta para explicar la evolución de la vida en este planeta y que hay procesos a los que el darwinismo, por diversas razones, no había atendido suficientemente, aun cuando son imprescindibles para entender dicha evolución en toda su complejidad.

Los darwinistas más estrictos dirán que estos procesos de los que se ocupa evo-devo son constricciones que afectan meramente a la variabilidad

disponible sobre la que posteriormente actúa la selección. Nada nuevo, en el fondo, puesto que el darwinismo nunca ha afirmado que toda variación sea posible y acepta que la selección natural tiene necesariamente que actuar sobre un conjunto limitado de posibilidades que son las que la historia evolutiva previa, los límites fisicoquímicos de la materia y los mecanismos de desarrollo ponen por delante. Los autores más comprometidos con los enfoques heterodoxos de

evo-devo

replicarán que no se trata de una cuestión menor. El darwinismo habría estado ciego para procesos básicos que marcan trayectorias evolutivas en las que son los mecanismos de desarrollo y de autoorganización, de carácter interno, y no la selección natural y los factores externos los que están actuando. Estos mecanismos no serían meras constricciones dentro del proceso evolutivo, sino causas del mismo (cf. García Azkonobieta 2005). O, dicho de otro modo, mientras que el neodarwinismo le habría dado a las constricciones un papel meramente negativo, la biología evolucionista del desarrollo les concedería un papel activo en la producción de novedades evolutivas. En la evolución se darían además —según algunos de estos autores— cambios de gran magnitud que difícilmente encajan con una visión estrictamente darwinista y que separarían los procesos macroevolutivos(12) de los microevolutivos. Estos grandes cambios innovadores se deben por lo general a procesos epigenéticos y a modificaciones en las secuencias reguladoras de los genes, más que a cambios en las secuencias codificadoras[29]. La pérdida de las extremidades anteriores en las serpientes, por citar un ejemplo hoy aceptado, habría sido consecuencia del cambio en la expresión de dos genes *Hox*. A esto último, los darwinistas contestarán a su vez que si, con mínimas variaciones, los genes centrales(13) relacionados con el desarrollo, como los genes *Hox*, han permanecido conservados en su funcionamiento en los últimos 500 millones de años[30], es precisamente porque, dada su importancia para una constitución viable del organismo, los cambios grandes habrían sido eliminados por la selección natural. Hay unos 500 genes que son compartidos por todos los organismos vivos, incluyendo arqueas y bacterias, aunque difieran en los pares de bases que los forman. Han sido

llamados por ello «genes inmortales». La única explicación satisfactoria de esta coincidencia es que la selección natural ha velado por su mantenimiento (cf. Carroll 2009, pp. 84 y ss.) Asimismo, los cambios en los genes reguladores del desarrollo habrían sido graduales, tal como preconiza el darwinismo, aunque en ocasiones hayan adoptado un ritmo muy rápido. Pero como son cambios que afectan al desarrollo, sus consecuencias fenotípicas han sido a veces muy notables. La biología del desarrollo habría mostrado, pues, muy a las claras por qué el gradualismo es la posición más plausible. Una alteración en los genes constructores, responsables de la estructura básica del organismo, como los genes *Hox*, daría lugar a cambios drásticos en el organismo que muy difícilmente podrían ser viables. Esto explicaría por qué estos genes han cambiado tan poco y son tan similares en organismos tan diferentes y tan distantes filogenéticamente. Por el contrario, cambios pequeños en los procesos de regulación, que modifiquen la expresión de los genes constructores (y también de otros genes codificadores de proteínas), pueden ir acumulándose hasta dar lugar a modificaciones importantes. Así explica el asunto Sean B. Carroll, representante bien conocido de evo-devo:

> La evolución de los genes homeóticos y de los rasgos que controlan ha sido muy importante, pero no ha ocurrido por medios diferentes del tipo de mutaciones y variaciones que surgen habitualmente en las poblaciones. […] La continuidad de la caja de herramientas [genética] y la continuidad de las estructuras a través de todo este vasto periodo de tiempo ilustra bien el hecho de que no necesitamos invocar mecanismos muy raros o especiales para explicar el cambio a gran escala. La extrapolación de las variaciones a pequeña escala a la evolución a gran escala está bien justificada. Dicho en la jerga evolucionista, evo-devo revela que la macroevolución es el producto patente de la microevolución. (Carroll 2005, p. 291).

Podría decirse, por tanto, que

evo-devo
ha venido a reforzar el darwinismo, pues ha refinado los mecanismos de variación y ha abierto un campo inmenso y prometedor para la acción de la selección natural: el de los genes reguladores (cf. Moreno 2008, pp. 100 y ss, y 176 y ss. y Maynard-Smith y Szathmáry 2001, cap. 9)[31].

Todo indica que evo-devo va a seguir generando avances y descubrimientos importantes. Por ello, la mayor parte de los biólogos y filósofos de la biología esperan sencillamente a que las investigaciones futuras permitan delimitar con más precisión qué aspectos de la evolución hay que atribuir a la selección natural y qué aspectos se deben a otro tipo de factores complementarios y quizás también en qué medida la selección natural misma depende de la acción de esos otros factores relacionados con el desarrollo y la plasticidad morfológica. Cierto es que algunos, como S. J. Gould, piensan que carecemos aún de una auténtica integración teórica entre
evo-devo
y la Teoría Sintética de la evolución. Conseguir tal integración será sin duda un reto teórico central en la biología en los próximos decenios.

3.5. Evidencias en apoyo de la teoría

Son numerosas las evidencias científicas que se han ido acumulando en apoyo de la teoría de la evolución desde que fue propuesta, hasta el punto de que puede hablarse hoy de la evolución como un hecho establecido científicamente (lo que no quita que los detalles teóricos, como hemos visto, puedan seguir en disputa). Estas evidencias pueden encontrarse en cualquier manual de biología evolucionista y, por tanto, sólo señalaremos a continuación algunas de las más importantes.

3.5.1. El registro fósil

El orden en que aparecen los fósiles en distintos estratos presenta una secuencia temporal. Los taxones más modernos aparecen siempre en los estratos superiores y los más antiguos en los

inferiores. Los procariotas aparecen en los estratos más antiguos y profundos (≈ 3500 millones de años), seguidos de los eucariotas unicelulares (≈ 1750 millones de años), de los eucariotas pluricelulares simples (≈ 1000 millones de años), de los animales invertebrados marinos (≈ 670 millones de años), y así sucesivamente [32].

Por otra parte, se han descubierto numerosas formas intermedias entre diferentes órdenes y clases. Es bien conocido el caso de *Archaeopteryx*, descubierto en 1861, tres años después de la publicación de *El origen de las especies*; un animal a medio camino entre un dinosaurio (mandíbulas, dientes, conexión del cuello con la parte de atrás del cráneo, cola larga) y un ave (dedo gordo del pie oponible, plumas [33], forma del cráneo). Pero pueden citarse otros casos. Particularmente impresionantes son algunos especímenes hallados recientemente. Uno de ellos es *Tiktaalik*, una forma intermedia entre pez y tetrápodo, de hace unos 375 millones de años, que poseía branquias y escamas, pero también costillas, pulmones y —lo que es más interesante— aletas conformadas de modo que le permitía moverse fuera del agua. Por su parte, *Thrinaxodon* y *Cynognathus*, animales de hace unos 245 millones de años, tenían características de reptil —eran ovíparos, con escamas— y también de mamífero —bigotes, sangre caliente, pelo—. Por supuesto, aquí pueden incluirse igualmente los restos fósiles de las diversas especies de homínidos que constituyen nuestros antepasados y que nos conectan con los ancestros que compartimos con los grandes simios.

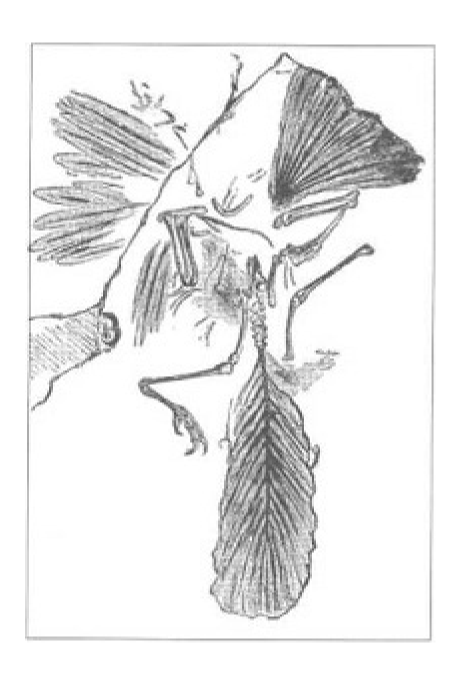


Figura 3.2. *Archaeopteryx*

3.5.2. Órganos vestigiales y rasgos no funcionales

Algunos organismos conservan órganos, estructuras o rasgos que ya no tienen ninguna función, pero que sí las tenían en sus ancestros. Son restos de la historia evolutiva de esos organismos. Como ejemplo pueden citarse las extremidades vestigiales en serpientes o las caderas vestigiales en las ballenas. También el apéndice humano es un rasgo vestigial.

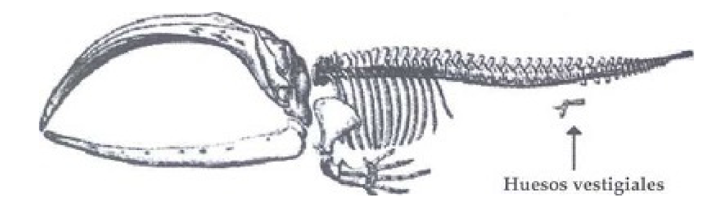


Figura 3.3. Huesos vestigiales de la cadera en el esqueleto de una ballena.

Otro ejemplo de esto lo constituyen los pseudogenes (restos de antiguos genes que no codifican debido a que alguna mutación los ha hecho no funcionales). La mejor explicación de la similitud en estos pseudogenes en organismos pertenecientes a especies diversas es el parentesco evolutivo.

Los órganos vestigiales son una prueba de que la evolución no siempre produce adaptaciones, sino que a veces también reduce o elimina rasgos que han dejado de cumplir una función adaptativa. No debe verse aquí una confirmación de la idea lamarckiana de que el desuso de un órgano produce su atrofia o desaparición. Sencillamente el coste de mantenerlos no resulta compensado por ninguna ventaja adaptativa, con lo cual los organismos que los han reducido o simplificado resultan beneficiados.

3.5.3. Similitudes morfológicas y transición gradual de características en organismos relacionados

Hay una gran cantidad de rasgos que presentan una variación gradual en el registro fósil. Estas similitudes y variaciones graduales son una señal de la cercanía evolutiva de las especies distintas o de procesos microevolutivos dentro de una misma especie. Como ya señaló Darwin, es difícil explicar las similitudes morfológicas entre el extinto gliptodonte y el actual armadillo (que ocupa la misma zona geográfica que el anterior) si no es suponiendo que el armadillo y el gliptodonte han tenido un ancestro común.

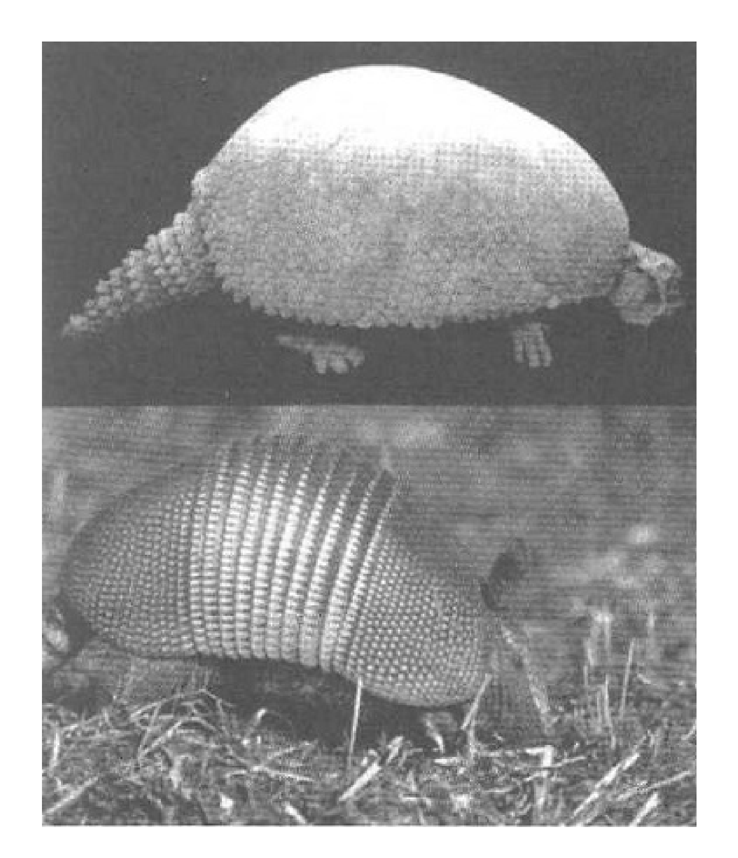


Figura 3.4. Comparación entre el gliptodonte y el armadillo.

Del mismo modo, el registro fósil muestra una serie de especies similares al caballo actual que varían gradualmente en tamaño, en el número de dedos y en la forma de los dientes. De nuevo, la explicación más simple de la existencia de toda esa variación gradual es que se trata de un proceso evolutivo del que el caballo actual es el resultado más reciente.

3.5.4. Homologías

Entre las similitudes más inesperadas que presentan los organismos están las llamadas «homologías». Las homologías son rasgos con estructuras similares que cumplen, sin embargo, diferentes funciones. En el caso de las extremidades de los tetrápodos, la similitud mantiene la permanencia de los mismos huesos en brazo y

antebrazo, aun cuando en unos casos se trata de patas (e. g. caballo), en otros casos se trata de aletas (e. g. ballena), y en el caso del murciélago o de las aves se trata de alas. La explicación darwinista de esta peculiaridad es que las similitudes estructurales se dan debido a su común origen evolutivo. Sencillamente era la estructura que poseía el ancestro común de todos los organismos que comparten dicha homología, estructura que constituyó una constricción sobre la que tuvo que actuar la selección natural, que no pudo, por tanto, cambiarla pese a la nueva función desempeñada.

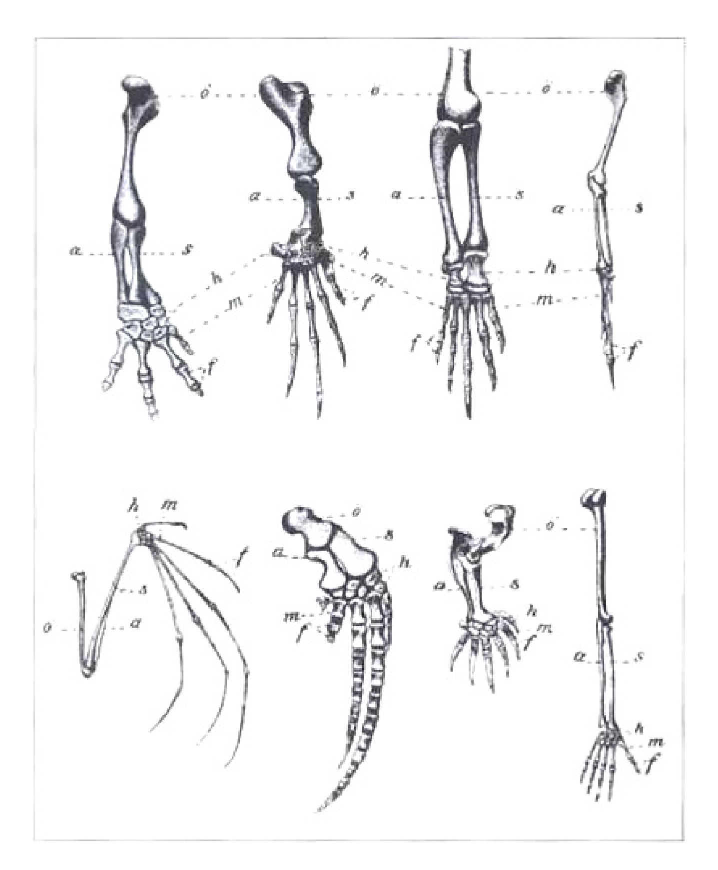


Figura 3.5. Homologías en las extremidades de los tetrápodos.

También en el oído de los mamíferos encontramos huesos que son homólogos a los de la mandíbula de los reptiles.

El reciente descubrimiento de que algunas homologías están generadas por genes parcialmente distintos no invalida esta evidencia. Puede explicarse si se supone que se da a lo largo de la evolución un proceso de desacoplamiento de la homología con respecto a los genes originales, permaneciendo intacta la estructura debido a constricciones y a factores epigenéticos. En tal sentido, la base de las homologías no serían unos genes concretos, sino más bien una red genética (cf. García Azkonobieta 2005, cap. IV).

3.5.5. Similitudes embrionarias, genéticas y proteicas

Las similitudes morfológicas o las homologías no son las únicas semejanzas que encuentran una explicación adecuada dentro de la teoría de la evolución. En ocasiones, organismos muy diferentes en su fase adulta y con muy diferentes formas de vida presentan también grandes similitudes en las fases de su desarrollo embrionario. Las semejanzas se mantienen además durante un periodo más largo de dicho desarrollo cuanto más emparentadas estén las especies entre sí. Estas semejanzas revelan, pues, una historia evolutiva común. Así, todos los embriones de los vertebrados desarrollan las llamadas «estructuras branquiales» durante una fase de su desarrollo embrionario. Estas estructuras dan lugar a las branquias en los peces. En los embriones de mamíferos, sin embargo, desaparecen todas, excepto la primera, que entre otras cosas da lugar a la trompa de Eustaquio. La mejor explicación de la aparición de estas estructuras es que son vestigios evolutivos. Proceden filogenéticamente de organismos ancestrales y han quedado como remanente debido a que los patrones de desarrollo embrionario son muy estables, ya que cualquier pequeño cambio en ellos puede producir malformaciones letales. Esto no convierte en correcta la tesis propuesta por Ernst Haeckel en el siglo XIX de que la ontogenia recapitula la filogenia. No es cierto que un organismo, en su desarrollo embrionario, recorra todos los estados adultos de sus antecesores. No tiene ningún sentido decir que un embrión humano pasa en sus primeros días por una fase de pez, o algo parecido.

Otra semejanza que puede ser explicada mediante la teoría de la evolución es la que se da en los genomas de los organismos y en sus

proteínas. La comparación del ADN de diversas especies, así como de las proteínas que codifican, muestra que el parecido entre ellas es tanto mayor cuanto más cercana es la posición relativa de los organismos en el árbol filogenético. El ser humano, por ejemplo, comparte con el chimpancé más del 98 por ciento de las secuencias de bases no repetitivas de su genoma, en torno al 98 por ciento con los gorilas, el 97 con los orangutanes y entre el 92 y el 95 con los macacos. Cuando los genes cumplen funciones extremadamente importantes en el desarrollo de los organismos, estas semejanzas se mantienen entre especies muy distantes filogenéticamente. Los genes Hox, como antes dijimos, que son genes encargados, entre otras cosas, de la regulación de la estructura corporal anteroposterior (cabeza, tórax, abdomen), son compartidos por todos los metazoos, si bien cumplen su función de forma distinta en cada caso. No es extraño, por ello, que el ADN haya sido llamado el «registro forense» de la evolución (cf. Carroll 2009, p. 14). La comparación de los genomas de las distintas especies constituye en sí misma una narración detallada de toda la evolución de la vida en nuestro planeta, de cómo los organismos hubieron de adaptarse a sus respectivos entornos, de cómo hubieron de transformarse ante los cambios en el medio, de cómo entre esas modificaciones mantuvieron cosas importantes, y de cómo unas especies fueron dando lugar a otras.

Pero quizás la similitud más extraordinaria de origen evolutivo es la que viene dada por la universalidad del código genético. Con algunas excepciones puntuales en protozoos ciliados y en las mitocondrias de los eucariotas, todos los seres vivos comparten el mismo código genético: los mismos tripletes de nucleótidos (ver glosario) son los que sirven para formar los mismos aminoácidos. No hay ninguna necesidad química que obligue a que esto sea así[34]. Se trata únicamente del código que empleaba el último ancestro común de todos los seres vivos actuales y que todos hemos heredado. En los orígenes de la vida en este planeta pudo haber habido otros organismos con otros códigos genéticos distintos, pero en todo caso no dejaron descendencia. Y no es la única característica química fundamental compartida por todos los seres vivos. Otra bien conocida es la configuración L de los aminoácidos quirales de todas las proteínas que los componen[35]. Esto significa

que de los dos enantiómeros posibles en función de la orientación de los grupos que se unen al carbono asimétrico, el orientado a la derecha (D-aminoácidos) y el orientado a la izquierda (L-aminoácidos), en las proteínas de los seres vivos solo encontramos los del segundo tipo. ¿A qué se debe esto(14)? ¿Son, por alguna razón desconocida, realmente necesarios para la vida? Cabe suponer que no es así y que esto no ha sido más que un accidente evolutivo congelado. Simplemente así eran los aminoácidos de nuestro último ancestro común.

3.5.6. Distribución geográfica

La distribución de las especies biológicas en distintas zonas geográficas a lo largo del globo muestra una serie de patrones que sólo parecen explicables en términos de un origen común y una ulterior evolución en aislamiento. Un buen ejemplo de este tipo de patrones lo proporcionaron los estudios de David Lack (cf. Lack 1947) sobre los pinzones de las Galápagos. La distribución de dichos pinzones en cada isla pone claramente de manifiesto una radiación adaptativa a partir de un ancestro común proveniente del continente.

En general, las zonas de nuestro planeta que están muy aisladas no presentan muchos tipos de organismos, pero sí una gran cantidad de especies dentro de los mismos tipos. Por ejemplo, las islas Hawaii cuentan con casi un tercio de todas las especies de moscas *Drosophila* que existen en el mundo. Esto se debe a que los pocos organismos que alcanzan ese lugar pueden ocupar una gran diversidad de nichos ecológicos desocupados, evolucionando de forma distinta en cada caso. Estas zonas aisladas también presentan organismos muy diferentes con convergencia evolutiva con los de otras zonas. Tal es el caso de la convergencia evolutiva que se aprecia entre algunos mamíferos marsupiales y los mamíferos placentarios.

3.5.7. Evolución observada

Quizás a algunos pueda sorprender el saber que la selección natural ha sido observada en plena acción, pero así es, al menos en lo que

respecta a los procesos microevolutivos. El caso más conocido es el de las transformaciones experimentadas por la polilla del abedul de zonas industrializadas del norte de Inglaterra (*Biston betularia*) debido a los efectos de la contaminación atmosférica sobre los bosques de dichas zonas. Desde mediados del siglo XIX se había observado que las variedades melánicas (oscuras) de dicha polilla habían aumentado su frecuencia en la población de una forma abrumadora (hasta llegar a constituir el 99% de la población), frente a la variedad típica que era de color claro. Se sugirieron varias explicaciones de este hecho, y una de ellas era que la contaminación atmosférica debida a la quema de carbón en las zonas industriales mataba a los líquenes que cubrían los árboles, dándoles a sus troncos un aspecto más oscuro. De este modo, las polillas melánicas podían camuflarse mejor que las claras a los ojos de los depredadores. Existía, pues, una presión selectiva que favorecía a las variedades melánicas y aumentaba la eficacia biológica de éstas. El fenómeno se denominó por ello «melanismo industrial». Aunque las cosas fueron realmente más complicadas (ver Rudge 1999 y Hagen 1999 para detalles), puede decirse que la confirmación experimental de esta hipótesis fue llevada a cabo por los estudios de H. B. D. Kettlewell en la década de los 50 del pasado siglo XX (cf. Kettlewell 1955 y 1956). Cuando la contaminación en esas zonas disminuyó, a finales del siglo XX, la variedad clara volvió a ser la dominante, puesto que en condiciones normales es dicha variedad la que consigue un mejor camuflaje en los troncos.

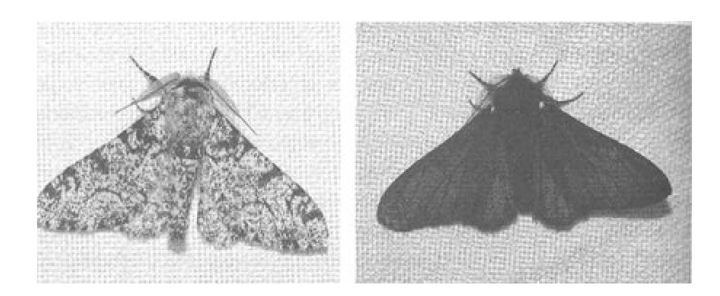


Figura 3.7. Variedad típica y variedad melánica de la polilla del abedul.

Es bien conocido también el modo en que delante de nuestros

propios ojos, como quien dice, las bacterias han adquirido resistencia a muchos antibióticos y los insectos la han adquirido a ciertos plaguicidas. El mecanismo es el mismo en ambos casos: la selección natural. En toda cepa bacteriana, por simple variación genética, suele haber algún individuo que es resistente a la acción de un antibiótico. Mientras que el antibiótico mata a las demás bacterias de la cepa, este individuo sobrevive, se multiplica y transmite genéticamente su resistencia a su descendencia o, mediante plásmidos, a bacterias de otras cepas distintas. El uso indiscriminado e incorrecto de los antibióticos en las últimas décadas ha tenido como efecto que algunas enfermedades bacterianas que estaban cercanas a su desaparición hayan vuelto con gran fuerza debido a que las bacterias causantes de las mismas se han hecho, por este mecanismo descrito, resistentes a varios antibióticos. La tuberculosis es un claro ejemplo. Se trata de una enfermedad causada por el bacilo de Koch (*Mycobacterium tuberculosis*). Estuvo a punto de ser erradicada en los años 70 del pasado siglo XX, como muchas otras enfermedades infecciosas producidas por bacterias, pero en la actualidad ha aumentado su incidencia, particularmente en los países del este de Europa. El bacilo se ha vuelto resistente a muchos antibióticos conocidos que antes le mataban sin dificultad. En el caso de los insectos, la aparición de un individuo resistente a algún plaguicida no es tan frecuente, pero también se da en ocasiones. La eficacia biológica de este individuo se ve extremadamente aumentada con el uso del plaguicida, lo que provoca finalmente que las generaciones siguientes en una población, descendientes en una gran proporción de este individuo, hayan adquirido su misma resistencia.

Un ejemplo muy elegante de evolución observada lo han proporcionado de nuevo los famosos pinzones de las Islas Galápagos. Estos pinzones han sido estudiados durante más de treinta años por Rosemary y Peter Grant. Los Grant descubrieron que en los severos episodios de sequía que son frecuentes en las Islas Galápagos tras la aparición de El Niño, aquellos pinzones de la especie *Geospiza fortis* que poseían un pico más grande y ancho tenían un mayor éxito reproductivo que el resto de la población. Su pico les proporcionaba una ventaja adaptativa frente a los individuos de pico pequeño y alargado, ya que en las épocas de

sequía las pequeñas semillas que constituyen el alimento habitual de esta especie se vuelven escasas y los pinzones han de recurrir en su lugar a semillas de mayor tamaño producidas por una determinada planta. Los individuos con pico grande y ancho pueden acceder mejor al contenido de estas semillas y, por tanto, sobreviven en mayor proporción. Al final del periodo de sequía la población está compuesta por individuos con picos más grandes y fuertes que antes de la sequía. Cuando la sequía acaba, la selección natural se produce en sentido contrario. Son los individuos con picos más cortos y alargados los que tienen más éxito reproductivo ya que se manejan mejor con los recursos disponibles. La población vuelve a cambiar hacia una composición de individuos con picos de esa forma (cf. Grant y Grant 1993, Boag y Grant 1981, y Hosken y Balloux 2002).

A veces se oye decir que estos casos de evolución observada se refieren únicamente a cambios dentro de una misma especie, pero que hasta ahora nadie ha podido observar el fenómeno de la especiación. Nadie ha visto cómo una especie ancestral da lugar a otra nueva especie. Esta afirmación, en realidad, es errónea. Es cierto que en los animales, en los que un proceso de especiación puede llevar decenas de miles de años, no ha sido posible observar este fenómeno en la naturaleza —si bien, en laboratorio, se han conseguido aislar reproductivamente poblaciones de *Drosophila* en función de sus Preferencias ambientales (cf. Rice y Salt 1988 y Rice y Hostert 1993), y por hibridación, se han conseguido individuos fértiles y con genomas duplicados o multiplicados (poliploidía), constituyendo, por tanto, especies nuevas, en peces, anfibios y reptiles (cf. Moritz y Bi 2011 y Lutes *et al.* 2011)—. Pero sí ha podido observarse la especiación en plantas en condiciones naturales. Son diversos los casos que han sido registrados de aparición de nuevas especies de plantas, por poliploidía o por mera hibridación entre especies preexistentes. Dentro del género de plantas *Tragopogon*, dos nuevas especies han evolucionado desde hace tan sólo unas décadas. Son *Tragopogon mirus* y *Tragopogon miscellus*. Estas nuevas especies se formaron cuando una especie diploide fertilizó a otra especie diploide distinta y produjo una descendencia tetraploide. Esta descendencia tetraploide no podía ser fertilizada por ninguna de sus dos especies padres. Al estar

aislada reproductivamente, constituye, de acuerdo con el concepto más aceptado de especie, una especie nueva. El proceso de especiación por hibridación en plantas ha podido ser además reconstruido en invernadero. Tal ha sido el caso con una especie de girasol que vive en ciertas áreas de Arizona y Utah, *Helianthus anonimus*, y cuyo origen como especie se sitúa hace unos cien mil años. Dicha especie ha sido obtenida en invernadero como resultado de la hibridación de las dos especies que se consideraban sus ancestros, *H. annuus* y *H. petiolaris*. El ser humano ha podido reproducir de forma controlada el surgimiento de esta especie nueva (cf. Coyne 1996 y Rieseberg *et al.* 1996).

3.6. Críticas científicas a la teoría

Como toda teoría científica, la teoría de la evolución ha recibido diversas críticas desde dentro de la propia ciencia. Críticas que, hasta el momento, ha podido contestar o encajar de forma satisfactoria. Utilizando la terminología popperiana, podemos decir que la teoría de la evolución no se ha encontrado aún con un contraejemplo refutador. Los refutadores potenciales de la teoría o no se han dado por el momento (encontrar el fósil de un conejo en un estrato del Precámbrico) o no han sido aceptados por los científicos por buenas razones (supuestos casos de herencia lamarckiana que suelen ser proclamados de forma periódica).

En su momento, el ataque más importante a la teoría de la evolución vino desde la física, y fue lanzado contra el uniformismo geológico que ésta implicaba. En 1865, el físico W. Thomson, quien con el tiempo llegaría a ser conocido como lord Kelvin, publicó un artículo en el que mostraba que, habida cuenta del enfriamiento experimentado por nuestro planeta y aun suponiendo las condiciones más favorables, la edad de la Tierra no podía sobrepasar los veinte millones de años. Ese período se les quedaba corto tanto a los geólogos como a los evolucionistas. La cuestión no se resolvió hasta comienzos del siglo XX, cuando el descubrimiento de la radioactividad puso de manifiesto una fuente de calor interno que hasta entonces no se habría podido sospechar (cf. Solís y Sellés 2005(15), pp. 938-939).

Pero hemos visto en las páginas anteriores cómo en las últimas

décadas han surgido algunas voces críticas contra el darwinismo ortodoxo o contra la idea de que la teoría de Darwin tiene la exclusividad en la explicación de los fenómenos evolutivos. Algunas de estas críticas de carácter científico planteadas desde dentro de la propia biología han significado un desafío importante para la teoría de la evolución por selección natural. Ninguna de ellas, sin embargo, ha pretendido mostrar la falsedad de la teoría, sino en todo caso señalar sus limitaciones y sus carencias; aunque para ello han cuestionado seriamente algunos de los puntos centrales de la Síntesis Moderna, particularmente el gradualismo, el origen de las variaciones y la identidad de los mecanismos micro y macroevolutivos. Las más importantes son las siguientes:

(a) La teoría de la evolución por selección natural —señalan algunos críticos— no es suficiente para explicar todos los cambios evolutivos. En particular, no explica las novedades importantes que caracterizan a los procesos *macroevolutivos*, como, por ejemplo, la aparición de los eucariotas. Según la afamada teoría de Lynn Margulis, la simbiosis y no la variación gradual es la que está detrás de la gran *innovación* evolutiva que representaron los eucariotas. Los primeros eucariotas habrían surgido como consecuencia de la unión simbiótica entre dos células procariotas, una de las cuales (una bacteria aerobia, que sería el antecedente de las actuales mitocondrias) habría quedado incorporada en el interior de la otra sin ser digerida por ésta. La bacteria podría así proporcionarle energía a la célula hospedadora y recibiría a cambio protección de ella. De forma similar habría ocurrido posteriormente con los cloroplastos, lo que habría dado lugar a las células vegetales. Margulis generaliza a partir de ahí y afirma que este proceso en el que se van acoplando genomas distintos es más común en la evolución de lo que se había sospechado: «Grandes vacíos en la evolución han sido salvados por la Corporación simbiótica de componentes previamente refinados —componentes que han sido pulidos en linajes separados—. […] Módulos preexistentes, que resultan ser primariamente bacterias, ya generados por mutación y retenidos por selección natural, se unen y se interconectan. Forman alianzas, fusiones, organismos nuevos, complejos completamente nuevos que actúan por y sobre los que actúa la selección natural»

(Margulis y Sagan 2000, p. 9).

Interpretada en su forma moderada —cosa a la que Margulis no siempre da pie— no hay oposición real entre la hipótesis de la endosimbiosis y la teoría de la evolución por selección natural. De hecho, Margulis considera que es la selección natural la que favorece la endosimbiosis como origen de los eucariotas y la que explica la evolución posterior de las mitocondrias. El darwinismo actual no tiene dificultad alguna en reconocer a la endosimbiosis como una causa de variación en los organismos sobre la que actuó posteriormente la selección natural. Podría compararse a una macromutación. Las macromutaciones, pese a ser generalmente dañinas, si no letales, pueden en alguna ocasión extraña proporcionar una ventaja selectiva. Precisamente por ello, el darwinismo subraya el carácter habitualmente gradual de la evolución. No excluye por completo cambios importantes en el genoma (como sucede en el fenómeno de la poliploidía, que genera nuevas especies en plantas, o en otros cambios cromosómicos), pero considera que los más probables y con más posibilidades de generar un organismo viable son las mutaciones pequeñas [36]. La diferencia fundamental entre el darwinista ortodoxo y Margulis en este asunto sería que mientras que para el primero los sucesos que implican grandes cambios genéticos habrían sido una excepción más que la regla, Margulis prefiere pensar que es por combinación de genomas como se han formado la mayoría de las especies (cf. Margulis y Sagan 2002). Sin embargo, esta última es una afirmación sumamente especulativa, particularmente si se atribuye a animales superiores. Puede afirmarse en definitiva que el descubrimiento de novedades súbitas en la evolución, como la endosimbiosis, no va necesariamente en contra del papel fundamental de la selección natural como mecanismo evolutivo central, si bien debe admitirse, en efecto, que novedades importantes pueden surgir de forma más rápida de lo que se había pensado dentro de la Teoría Sintética.

También se ha sostenido que la selección natural no puede explicar uno de los fenómenos macroevolutivos más conspicuos en la actualidad: la existencia de episodios de grandes extinciones de especies que determinaron los patrones diversificadores que la evolución tomó en los periodos posteriores ellas (cf. Raup 1991 y Gould 1989b y 2004). Estas extinciones masivas no se produjeron

debido a que las especies peor dotadas en la lucha por la existencia terminaron por desaparecer en su competencia con especies rivales. No se trataría de procesos graduales en los que las especies van desapareciendo lentamente una tras otra, aunque también haya casos de ese tipo. Dichos episodios de extinciones masivas, que al menos han ocurrido en cinco ocasiones, han implicado la desaparición en un breve periodo de tiempo (desde un punto de vista evolutivo) de un gran número de especies. A veces de un 90% de las especies existentes, como sucedió en la que tuvo lugar entre el Pérmico y el Triásico, hace unos 250 millones de años. Las causas desencadenantes de estas extinciones (a las que habría que añadir otras presiones ecológicas actuando a más largo plazo) han sido sucesos físicos que podemos considerar desde cierta perspectiva como aleatorios (glaciaciones, actividad volcánica masiva, descenso del nivel de los mares, impacto de meteoritos, calentamiento global, etc.). Estos sucesos condujeron a cambios brutales y rápidos en el medio ambiente a los cuales las especies extintas no pudieron adaptarse. El libro de David Raup sobre este tema llevaba el capcioso título de *Extinción: ¿malos genes o mala suerte?*, dando así a entender que las extinciones masivas no habrían sido un asunto de mejor o peor adaptación sino de mejor o peor suerte. El curso de la evolución, en suma, habría dependido de la suerte más que de la selección natural.

Es obvio que, en la medida en que estos episodios de extinciones masivas dependen de sucesos físicos que provocan cambios radicales en el entorno, la selección natural no puede dar cuenta de su existencia ni tampoco completamente de sus efectos. Pero es de suponer que la selección natural no deja de operar antes, durante —duraron centenares de miles de años, si no más— y después de esos episodios y que, en lo que respecta a la adaptación al nuevo entorno que se produce después, ella sigue siendo la explicación más plausible. Parece haber especies cuyas estrategias adaptativas las hacen más resistentes que otras frente a este tipo de extinciones masivas. Por ejemplo, las especies más generalistas y con mayor dispersión geográfica resisten menos que las especialistas (cf. Moreno 2008, cap. 4).

En cambio, en lo que se refiere a las extinciones de fondo (*background extintions*), las ideas de Darwin han encontrado

apoyos crecientes en la evidencia empírica (cf. Reznick y Ricklefs 2009). Darwin conecta la microevolución y la macroevolución mediante el principio de divergencia y acompañado de procesos de extinción. Según el principio de divergencia, el éxito en la lucha por la supervivencia estará del lado de los individuos (o poblaciones y especies, podemos añadir) que más se diferencien de sus parientes cercanos en el modo de satisfacer sus necesidades, ya que éstos podrán escapar de una mayor dureza en la competición por los recursos. Este principio hace que las especies hijas de una especie dada se extiendan por ramas diversas en el árbol filogenético. Muchas de ellas no prosperan en la competición con otras especies y se extinguen, dejando así huecos entre las ramas y creando la apariencia de saltos discontinuos. Se ha podido comprobar que, en efecto, las radiaciones adaptativas están asociadas por lo general a una fuerte competencia por los recursos. En cuanto a las extinciones no masivas, su causa suele estar en la introducción de nuevos depredadores, de nuevos competidores y/o en la destrucción o desaparición del hábitat de una especie. Factores en definitiva que conforman la interacción de los miembros de una especie con su entorno. Aunque son necesarios más datos al respecto, hay evidencias que muestran casos de reemplazo de unas especies por otras debido a este tipo de procesos, como por ejemplo, el reemplazo en latitudes bajas de las plantas gimospermas por las angiospermas durante el Cretácico medio.

(b) La *teoría del equilibrio puntuado o interrumpido* propuesta por Niles Eldredge y Stephen Jay Gould en los años 70 ha sido también interpretada en ocasiones como una teoría rival de la darwinista. Según dicha teoría, la evolución no es gradual. Las especies pasan por largos periodos de estasis o invariabilidad, a los que suceden periodos relativamente breves en los que se dan cambios bruscos que conducen a la especiación. El cambio adaptativo está por tanto concentrado en esos periodos breves y discretos, en lugares muy concretos y en poblaciones pequeñas. En otras palabras, el cambio morfológico se da fundamentalmente en los momentos en que se origina una nueva especie, y afecta sólo a poblaciones pequeñas y aisladas, permaneciendo estables el resto de las poblaciones. Esto explicaría la escasez de formas intermedias en el registro fósil. Esa escasez no sería tanto un resultado de la

incompletud de dicho registro, sino un efecto originado por la propia escasez de las poblaciones que experimentan el cambio importante. Siendo pequeño su número, la probabilidad de que alguno de los individuos que las componen quede fosilizado y sea encontrado después por los paleontólogos es mínima (cf. Eldredge y Gould 1972).

Eldredge y Gould presentaron su propuesta como una superación del gradualismo filético, defendido según ellos por la ortodoxia darwinista. Para el gradualismo filético los cambios evolutivos habrían sido siempre graduales en el sentido de que se habrían producido a una tasa de cambio constante y habrían afectado a toda o casi toda la especie ancestral[37]. Estos cambios no estarían concentrados, por tanto, en los momentos en que se produce la aparición de una nueva especie en un proceso de cladogénesis (ver glosario), sino que se extenderían a lo largo del tiempo y su mantenimiento constante podría dar lugar por anagénesis (ver glosario) a que una especie se transforme en otra, sin aparición de una especie hija.

Lo que ante todo los defensores de la ortodoxia darwinista suelen replicar a las tesis de Gould y Eldredge es que resulta muy discutible que el gradualismo filético sea una posición realmente mantenida por Darwin o por los darwinistas. Hemos visto que Darwin fue un gradualista en el sentido en que descartaba grandes saltos evolutivos producidos de forma instantánea, pero, como Richard Dawkins (1993, cap. 9) se ha encargado de señalar, en este mismo sentido se puede decir que el equilibrio interrumpido es también una teoría gradualista. Gould y Eldredge, en efecto, rechazaron el saltacionismo o macromutacionismo (aun cuando en algunos momentos —como en un artículo de 1977— escribieran cosas que parecían muy cercanas a esta posición). Por otra parte, Darwin no fue en absoluto un gradualista en el sentido concreto en que entienden ellos el término. Es decir, Darwin no consideró que el cambio evolutivo se produjera siempre a una tasa constante de variación, sino que admitió ritmos de evolución diferentes a escala macroevolutiva y afirmó que la selección natural ejercía una acción intermitente y localizada. Hay textos suyos en *El origen de las especies* donde están claramente recogidas ideas que la teoría del equilibrio interrumpido asume como si fueran exclusivas: la

variabilidad del ritmo del cambio evolutivo, la existencia de grandes periodos sin cambios en una especie, y la posibilidad de que el cambio se concentre en muchos casos en el periodo de especiación y en poblaciones pequeñas [38]

Pero fuera cual fuera la opinión de Darwin, lo cierto es que, la posición generalmente admitida hoy día pasa por asumir que hay cambios graduales y cambios bruscos en la evolución. Estos cambios bruscos no ponen, por tanto, en cuestión los aspectos centrales del darwinismo, como reconoció el propio Gould. Por otra parte, no debe descuidarse el hecho de que los rápidos cambios evolutivos que aparecen en los cladogramas que ejemplifican la teoría del equilibrio interrumpido se muestran como cambios graduales si utilizamos una escala de tiempo más fina. Son cambios que pueden suceder durante cientos de miles de años e implicar a millones de generaciones. Y lo mismo sucede con los periodos de estasis, los estudios de fósiles a alta resolución con respecto al tiempo muestran que lo que a más baja resolución aparece como un periodo de estasis, está en realidad constituido por cambios constantes que varían alternativamente de sentido. El ritmo del cambio evolutivo puede depender en muchas ocasiones de la longitud del intervalo temporal que se esté considerando. A eso hay que añadir que muchos linajes no presentan los largos periodos de estasis que propone la teoría (cf. Ayala 1982, Gingerich 1983, González Donoso 2009 y Dennett 1995, pp. 282-299).

Hay un punto central que puede servir a modo de test discriminatorio entre el gradualismo filético y el equilibrio puntuado. Como hemos dicho, según esta teoría, el cambio morfológico está acompañado frecuentemente de procesos de especiación filogenética. De hecho, es esto lo que lleva a sus defensores a separar radicalmente los procesos microevolutivos, cuya actuación se daría fundamentalmente en el nivel de los individuos, de los procesos macroevolutivos, cuyo nivel de actuación fundamental es la especie [39] . Se trataría entonces de ver qué evidencias puede aportar al respecto el registro fósil, o en otras palabras, deberíamos comprobar a partir de los datos disponibles de ese registro si siempre que se encuentra cambio morfológico significativo éste viene dado por un proceso de especiación por escisión de un linaje ancestral en dos.

Ningún paleontólogo de relieve discute en la actualidad la existencia de secuencias de fósiles que encajan con lo establecido por la teoría del equilibrio interrumpido. Se dan, por ejemplo, en los bivalvos y en algunos briozoos. Pero también hay otras secuencias fósiles que no lo hacen. Esta diversidad es algo que Eldredge y Gould admitieron. Lo que despierta polémica es más bien la frecuencia con la que se da cada uno de estos tipos de patrones evolutivos. Hay organismos, como los foraminíferos planctónicos, en los que abundan los casos de evolución gradual al estilo darwiniano ortodoxo. Por ejemplo, la evolución gradual durante 8 millones de años, documentada biométricamente por Hunter *et al.* (1988), de un linaje del Paleoceno, *Subbotina pseudobulloides*, sin que se haya encontrado en él ningún fenómeno de cladogénesis. Ello prueba que el cambio evolutivo no va siempre unido a la especiación filogenética. También cabría incluir dentro del patrón evolutivo gradual a los trilobites del Ordovícico (cf. Ridley 1996, pp. 563 y ss). Por lo tanto, no toda la evolución ha seguido el patrón marcado por el equilibrio interrumpido. Bien es verdad que en ocasiones los mismos datos paleontológicos pueden ser interpretados desde las dos posiciones teóricas. Y tampoco están ausentes las situaciones aparentemente intermedias, (cf. Skelton 1993, p. 505 y Futuyma 1998, p. 691 y 2005, pp. 84-6 y 502-5).

Ahora bien, si aceptamos que en el registro fósil se detectan efectivamente largos periodos de estabilidad o invariabilidad, incluso cuando se supone un entorno cambiante, el neodarwinismo ha de enfrentarse entonces al problema de cómo explicarlos. Al fin y al cabo, si los defensores de la Teoría Sintética sostienen que las especies van adaptándose gradualmente a estos cambios ambientales, lo que cabría esperar es igualmente un cambio morfológico constante.

La explicación de los periodos de estasis dada inicialmente por la teoría del equilibrio interrumpido consiste en afirmar que las constricciones internas genéticas y del desarrollo impiden la modificación evolutiva de las características de los organismos. Posteriormente Eldredge (1995, pp. 78-81) sostuvo que ante los cambios en el entorno las especies, en lugar de cambiar Para adaptarse, suelen migrar en busca de hábitats similares a los que ocupaban, de ahí que se mantengan durante mucho tiempo con una

misma morfología. No han necesitado adaptarse a la modificación del entorno, sencillamente han buscado un entorno igual o muy similar al que ya habitaban.

Ésta última es una explicación perfectamente aceptable desde el darwinismo. Otra explicación darwinista posible es que, por diversas razones, en tales periodos no se ha producido selección direccional. Puede ocurrir que la selección natural siga actuando, pero no lo haga en una dirección definida de cambio morfológico, sino que se vean favorecidos los individuos con fenotipos promedio. Este proceso, conocido como selección estabilizadora, puede producir el efecto aparente de estasis si se contemplan grandes periodos de tiempo. A esto podría añadirse que la adaptación a los cambios en el entorno podría darse a través de cambios en el comportamiento (tipo de alimento consumido, etc.) que no tienen por qué verse reflejados en la morfología.

En todo caso, pese a esta actitud conciliadora predominante entre los biólogos, algunos siguen considerando que el equilibrio interrumpido es un verdadero desafío al neodarwinismo[40]. Uno de los aspectos que se subraya en apoyo de esta postura es la existencia de ciertos procesos macroevolutivos (como la existencia de tendencias evolutivas) que no pueden ser explicados a partir de meros cambios anagenéticos graduales. Estos procesos surgirían como consecuencia de determinados patrones de especiación debidos a la acción de la selección natural en el nivel de las especies como tales. Como resultado de dicha acción, unas especies tendrían más éxito que otras en generar especies nuevas. Las distintas especies producirían diferentes ritmos de especiación y de extinción. Volveremos sobre este asunto en el capítulo dedicado a las unidades de la selección.

(c) Finalmente, una posición que ha sido también interpretada como contraria a la teoría darwinista y a la preponderancia que concede a la selección natural es la *teoría neutralista*, elaborada por Motoo Kimura, Jack L. King y Thomas H. Jukes. En esencia, lo que la teoría dice es que muchas variaciones de los organismos, al menos en el nivel molecular —como las secuencias de aminoácidos en las proteínas—, son neutras con respecto a su valor adaptativo(16), y, por tanto, su evolución es azarosa, producto de la

deriva genética y no de la selección natural (cf. Kimura 1983). La evidencia experimental de la que hoy se dispone apoya fuertemente esta teoría. La comparación entre los genomas de especies diferentes ha mostrado que la mayor parte de la evolución de las secuencias de nucleótidos en el ADN ha sido neutral desde a punto de vista adaptativo y que, como era de esperar según la teoría, los cambios han sido mayores en los intrones (ver glosario) que en las regiones codificadoras (cf. Futuyma 2005, pp. 239-240).

Inicialmente esta idea fue recibida como un desmentido del darwinismo. Si la mayor parte de los cambios genéticos y protéicos habían sido neutrales, la selección natural parecía tener entonces un papel insignificante. Sin embargo, lo cierto es que esta idea no es en realidad una alternativa al darwinismo, sino una ampliación, ya que se acepta que las adaptaciones son el producto de la selección natural y que la deriva genética de variaciones neutras donde tiene su papel dominante es en el nivel molecular. Así lo ve el propio Kimura cuando escribe: «La teoría [neutral de la evolución molecular] no niega el papel de la selección natural en la determinación del curso de la evolución adaptativa, pero asume que sólo una diminuta fracción de los cambios moleculares (en el ADN, el ARN y las proteínas) son adaptativos» (Kimura 1994, p. 225). En otras palabras, las moléculas de nuestro cuerpo, incluidos los ácidos nucléicos, experimentan una gran cantidad de cambios que son neutros en lo que se refiere a su contribución en la lucha por la supervivencia y el éxito reproductivo. Esos cambios constituyen ciertamente un proceso evolutivo, pero no por selección natural. Ahora bien, no son éstos los cambios capaces de generar las adaptaciones que interesaron a los teólogos naturales y que Darwin intentó explicar. Para obtener esa explicación, la teoría neutralista no niega que haya que recurrir a la selección natural. Lo que afirma únicamente es que los cambios adaptativos son muy escasos comparados con los cambios puramente neutrales que también constituyen la evolución.

La teoría neutralista puede aportar, por tanto, una corrección importante a la visión evolucionista tradicional, y es que las adaptaciones serían cambios evolutivos mucho menos frecuentes que otros cambios menores de tipo bioquímico cuyo efecto sobre la eficacia biológica del organismo es nulo o despreciable. Por eso

Kimura añade poco después del párrafo citado: «En la medida en que la teoría neutral no niega la posibilidad de que algunos cambios sean adaptativos, no es antagonista de la teoría darwinista de la evolución por selección natural. Sin embargo, debido a su énfasis en la presión de las mutaciones y en la deriva aleatoria, y debido a que pone el acento en la elección negativa más que en la selección positiva darwiniana, la teoría neutral difiere claramente en su marco teórico del neodarwinismo tradicional o de la teoría sintética de la evolución» (Kimura 1994, p. 226).

En otras palabras, la teoría neutral no refuta el darwinismo, pero señala una de sus limitaciones explicativas: en la evolución molecular la selección natural ha tenido un papel menor si se compara con el que han tenido procesos aleatorios. La selección natural, como ya había visto Darwin, no puede explicar todo fenómeno evolutivo.

4
Críticas al darwinismo desde la filosofía

Si las críticas científicas que se han formulado contra la teoría de la evolución de Darwin, especialmente en la versión que ésta toma tras la Síntesis Moderna, han ido orientadas a poner de relieve algunas de sus principales limitaciones explicativas, las críticas formuladas desde el lado de la filosofía y desde la religión han sido más radicales y, desde luego, mucho más discutibles. La principal crítica filosófica realizada contra ella ha sido la acusación de ser una teoría empíricamente vacía, una mera tautología. Bien es verdad que el origen de la crítica está en algunos biólogos, pero fue el filósofo de la ciencia Karl Popper el que se la tomó más en serio y la expuso con más contundencia. Pese a ser una crítica errónea, tiene al menos el mérito de poner el dedo sobre una llaga real: la forma en que se exprese la teoría y se definan sus conceptos fundamentales es importante. Una forma poco cuidada, como la de «la supervivencia de los más aptos» puede dar lugar a que la teoría se torne empíricamente vacía.

Las críticas realizadas desde posiciones religiosas fundamentalistas —que veremos en el siguiente capítulo— no tienen en cambio la exculpación de haber contribuido a señalar alguna posible deficiencia de la teoría. Se trata de críticas que han pretendido mostrar que la teoría es falsa (salvo quizás en aspectos menores) tomando como premisas una estrecha concepción de la fe y una interpretación literal de la Biblia. En su modalidad más reciente —el movimiento en torno al llamado «Diseño Inteligente», algo más ilustrado que el creacionismo del que surgió—, se ha abandonado la interpretación literal de la Biblia, pero las críticas realizadas sólo tratan de aprovechar los huecos explicativos de la teoría de la evolución para meter en ellos la acción de algún «Diseñador» de la vida. Todo lo que se puede decir finalmente de estas ideas es que lejos de haber mostrado la falsedad de la teoría, han dejado bien patente que sus motivaciones no obedecen a un intento de mejorar nuestro conocimiento del mundo natural, sino a

la pretensión de derribar una teoría que es vista como un enemigo ideológico. Porque, equivocadamente o no, los creacionistas y los partidarios del Diseño Inteligente creen que existe una incompatibilidad irresoluble entre la fe en Dios y la aceptación de que la vida en este planeta haya estado sometida a un proceso evolutivo que sea el causante de su complejidad y de su maravillosa adaptación a los entornos más diversos. En otras palabras, no aceptan la tesis de Gould de que ciencia y religión constituyen magisterios que no se solapan.

4.1. ¿Es tautológica la teoría de la evolución?

El filósofo de la ciencia Karl Popper pasa por ser el más destacado defensor de la tesis de que la teoría darwinista de la evolución no tiene carácter científico debido a que no se trata de una auténtica teoría empírica. Desde que él sostuvo esta tesis, el tema no ha dejado de plantearse de una u otra forma, y ha sido utilizado incluso como arma de defensa de los creacionistas frente a los evolucionistas, de modo que, aunque para la mayoría de los científicos el asunto no presenta ya demasiadas dudas, es necesario un análisis pormenorizado de lo que Popper quiso decir y de los argumentos en pro y en contra de la acusación de no cientificidad que dirigió contra la teoría de la evolución. Al menos saldremos ganando en claridad.

A lo largo de su vida Popper realizó las siguientes afirmaciones sobre la evolución biológica:

1. No hay leyes de la evolución (cf. Popper 1944-45/1979, cap. 4 §27, 1963/2002, cap. 16 y 1972/1979, cap. 7).
2. La teoría de la evolución, entendida como la supervivencia del más apto (*survival of the fittest*), tiene un carácter tautológico o casi tautológico y, por tanto, no es empíricamente contrastable (cf. Popper 1972/1979 caps. 2 y 6).

3. La teoría de la evolución es un programa metafísico de investigación. Ahí radica todo su valor y la razón de su amplia aceptación (cf. Popper 1974 a §37 y 1987).

En el año 1977, en una conferencia publicada al año siguiente bajo el título de «La selección natural y la emergencia de la mente», Popper se retracta de la afirmación (2) y sostiene ésta otra que supone en realidad un error más grave que el que pretende subsanar:

4. En una forma general la teoría de la evolución está de hecho refutada (cf. Popper 1987).

¿Cómo pudo Popper afirmar que la teoría de la evolución no era científica y más tarde que estaba refutada cuando resulta que basó en ella toda su epistemología evolucionista? Es lo que intentaremos aclarar ahora. Nos centraremos en primer lugar en las tesis (2), (3) y (4) y dejaremos el análisis de la tesis (1) para el siguiente capítulo.

Las cuestiones suscitadas por la afirmación (2) son las más complejas y controvertidas. Como decimos, Popper se retractó de la misma y, sin embargo, se trata de un problema que continúa siendo objeto de escrutinio entre los especialistas. Dejaremos de lado críticas menores, como la de qué puede significar la expresión «casi tautológico», para ir a lo esencial. Tampoco entraremos en la cuestión de si es posible o no distinguir tajantemente entre enunciados analíticos y sintéticos, porque incluso aunque dicha distinción tajante no fuera posible seguiría siendo un problema el determinar qué relaciones exactas se dan en la práctica de la biología evolucionista entre el concepto de eficacia (*fitness*) y el de selección natural (ver sin embargo Sober 1993, pp. 63-74).

Hay que empezar por decir que Popper no es el primero ni el último que ha afirmado que el darwinismo es tautológico (o encierra una tautología). Con anterioridad a Popper, se habían manifestado en tal sentido biólogos de la talla de T. H. Morgan y

C. H. Waddington. De hecho, como justificación de su error Popper lo atribuye al influjo que ejercieron sobre él las opiniones de Waddington, de R. Fisher, de J. B. S. Haldane y de G. G. Simpson (cf. Popper 1987 y Bethell 1989) [41]

El problema suele plantearse en los siguientes términos. Desde los tiempos de Darwin es frecuente resumir la teoría de la evolución con el enunciado «sólo los más eficaces sobreviven», o bien «la supervivencia de los más aptos (o eficaces)» (*the survival of the fittest*). En realidad esta forma de describir la teoría no es original de Darwin, sino que procede de Herbert Spencer, aunque Darwin incorporó la frase en la quinta edición de *El origen de las especies*. El problema que se presenta entonces es que la teoría parece quedar reducida a una simple tautología. Sólo sobreviven los más eficaces, pero el modo de saber quiénes son los individuos más eficaces es ver quienes son los que han sobrevivido. Dicho de otro modo, si los más eficaces se definen como aquellos individuos que sobreviven, entonces el enunciado «sólo sobreviven los más eficaces» se limita a decir que sólo sobreviven los que sobreviven.

Frente a lo que muchas veces se dice, la cuestión no se resuelve —tan sólo se desplaza— definiendo la aptitud o eficacia biológica(17) (*fitness*), no en términos de supervivencia, sino, como se hace en la actual genética de poblaciones, en términos de la contribución de un organismo o genotipo a la siguiente generación. Con esta definición puede plantearse, en efecto, una nueva tautología. Según la teoría de la evolución, el individuo más apto (*fittest*) dejará más descendientes (más genes) en las siguientes generaciones. Pero ¿qué significa aquí «el individuo más apto»? Pues sencillamente «el que deja más descendientes en las siguientes generaciones». De modo que la afirmación vuelve a ser una tautología: el que deja más descendientes en la siguiente generación deja más descendientes en la siguiente generación (cf. Waters 1986, Lennox 1999 y Rosenberg 2006, p. 151). Mills y Beatty (1997, p. 5) lo explican así: «Cuando se define eficacia biológica en términos de éxito para sobrevivir y reproducirse, decir que el tipo (*type*) A [o sea, el genotipo del fenotipo A] tiene más eficacia biológica que el tipo B es sólo decir que el tipo A está dejando un número medio de descendientes más alto que el tipo B. Es evidente que no podemos decir que la diferencia en eficacia biológica de A y B explica la

diferencia en la contribución real de descendencia media de A y B, cuando se define eficacia biológica en términos de éxito reproductivo real». Parece, pues, que no es tan fácil desembarazarse de la acusación de que aquí se encierra una tautología.

Ahora bien, si realmente la teoría se limita a afirmar una simple tautología, entonces se trata de una teoría verdadera por definición y, por tanto, empíricamente incontrastable, es decir, no sería una teoría perteneciente a la ciencia empírica sino una verdad analítica. Nada muy interesante, desde luego, desde el punto de vista de nuestro conocimiento sobre el mundo. Además no podría decirse que proporcionara explicación alguna del hecho evolutivo.

Para hacer desaparecer el problema y dotar de contenido a la teoría evolucionista habría que tener un criterio para atribuir la eficacia biológica que fuera independiente de la supervivencia y la reproducción de los individuos, cosa que, según Popper y los críticos del darwinismo, no tenemos. Porque ¿cómo considerar que un individuo tiene más eficacia biológica si los rasgos que posee, por muy buenos que sean en principio, le llevan a la muerte o le dejan sin descendencia?

Durante un tiempo, y por este motivo, Popper consideró que la teoría de la evolución no debería ser tenida como una teoría científica. Según su propio criterio de demarcación entre ciencia y no-ciencia, para considerar científica una teoría, ésta debe ser susceptible de refutación empírica; debe chocar con alguna experiencia posible. Pero una tautología no puede chocar con ninguna experiencia, pues es verdadera en cualquier caso. Por lo tanto, la teoría de la evolución, al menos en lo que a la selección natural se refiere no es científica (cf. Popper 1972/1979). Éstas son sus palabras:

> Un problema central de la teoría evolucionista es el siguiente: de acuerdo con esta teoría, los animales [sic] que no están bien adaptados a su entorno cambiante perecen; en consecuencia, aquéllos que sobreviven (hasta un cierto momento) han de estar adaptados. Esta fórmula está muy cerca de ser tautológica puesto que «bien adaptado por el momento» significa casi lo mismo que «posee aquellas cualidades que le hicieron sobrevivir hasta ahora». En otras palabras, una parte considerable del darwinismo no tiene la

> naturaleza de una teoría empírica, sino que es una *perogrullada lógica*. (Popper 1972/1979, p. 69)

Unas páginas después lo plantea de la siguiente forma:

> […] [E]l problema con la *teoría* de la evolución es su carácter tautológico o casi tautológico: la dificultad es que el darwinismo y la selección natural, aunque extremadamente importantes, explican la evolución mediante «la supervivencia de los más aptos (*fittest*)» (en palabras de Herbert Spencer). Sin embargo, no parece que haya mucha diferencia, si es que hay alguna, entre el enunciado «los que sobreviven son los más aptos» y la tautología «los que sobreviven son los que sobreviven». Pues me temo que no tenemos otro criterio de aptitud (*fitness*) que la supervivencia real, de modo que a partir del hecho de que algunos organismos han sobrevivido concluimos que ellos eran los más adaptados a las condiciones de vida. (Popper 1972/1979, p. 241-2)

Dos años más tarde, en su *Autobiografía intelectual*, matiza estas afirmaciones explicando que, pese a todo, la teoría darwinista de la evolución (que ahora expresamente identifica con la Síntesis Moderna entre darwinismo y mendelismo) es irrenunciable como recurso explicativo y teórico en la biología, sólo que ella misma no es una teoría científica sino un programa metafísico de investigación (cf. Popper 1974 a, §37). Por eso, debemos agarrarnos a ella —dice— como «a un clavo ardiendo» (§39). Popper, en efecto, necesita en ese momento rescatar de alguna manera la dignidad de la teoría de la evolución ya que en ella basa su epistemología evolucionista, que ya había esbozado en *La lógica de la investigación científica* cuando empleaba la metáfora de la selección natural para ilustrar el modo en que se desarrolla el conocimiento científico. Las teorías competirían entre sí y sólo sería aceptada la que pasara con éxito más intentos de refutación. Ésta sería la teoría más apta, la que ha vencido en una lucha por la supervivencia. En realidad, Popper nunca dudó del hecho evolutivo ni creyó que la explicación darwinista estuviera radicalmente equivocada, aunque sí pensara que era incompleta y estaba mal

formulada.

No obstante, esta solución popperiana para rehabilitar la teoría de la evolución no parece capaz de llegar muy lejos mientras se mantenga la afirmación (2). Si el darwinismo se tratara de una tautología, no sería tampoco muy interesante como programa de investigación metafísico, ni tendría mucho sentido darle una gran relevancia teórica, tal como Popper hace. Pero no merece la pena discutir la cuestión porque Popper mismo cambió de opinión acerca del carácter tautológico y de la contrastabilidad empírica de la selección natural.

Con el tiempo llegó a la conclusión de que la teoría de la selección natural puede ser formulada de forma no tautológica, y ser entonces contrastable. En tal caso, sin embargo, hay que reconocer que tiene excepciones y que su aplicación no es universal. Lo cual, en su opinión, no es preocupante, porque lo mismo sucede con muchas teorías biológicas, (cf. Popper 1987, pp. 144-5). La propuesta de Popper es que, para ser refutable, el darwinismo debería entenderse como la afirmación de que todos los rasgos complejos (físicos y conductuales) de los seres vivos son el resultado de la selección natural. Tal afirmación no sólo es refutable —añade—, sino que, atendiendo simplemente a los fenómenos de deriva genética y de la selección sexual, puede considerarse refutada. Hay rasgos que no son adaptativos y, por tanto, la selección natural no puede ser la explicación de la existencia de dichos rasgos. Sin embargo —concluye Popper—, «en cada caso particular es un programa investigación desafiante el mostrar en qué medida podría sostenerse que la selección natural es la responsable de la evolución de un órgano particular o de un programa de conducta» (p. 145).

Con todo ello, Popper está haciendo una afirmación que no deja de ser sorprendente: la teoría de la evolución por selección natural sólo puede ser una teoría empírica si se la entiende en el sentido panadaptacionista, pero entonces es falsa, con lo cual hay que reducir sus pretensiones y admitir que tiene excepciones. Un defensor de dicha teoría mantendría por el contrario que puede mostrarse que la teoría es perfectamente científica y no-tautológica sin necesidad de identificarla con la tesis panadaptacionista y que, puesto que no se trata de una teoría panadaptacionista, la existencia

de rasgos no adaptativos que no son producto de la selección natural no constituye una refutación de la misma. Este rodeo por el panadaptacionismo para, una vez rechazado, llegar a la misma conclusión —que la teoría es científica pero que no se aplica a todos los rasgos de los organismos—, le parecerá probablemente a cualquier biólogo evolucionista una maniobra superflua, si no confundente.

La ironía de esta historia está en que la filosofía de Popper, después de ser usada por los creacionistas norteamericanos para minar la autoridad de la teoría de la evolución frente al relato bíblico del Génesis, fue también la base en la que se apoyó el juez William R. Overton para dictar su famosa sentencia en contra de la enseñanza del creacionismo en las escuelas públicas en pie de igualdad con el evolucionismo. Según dicha sentencia, como veremos después con más detalle, el evolucionismo es una teoría científica, mientras que el creacionismo no lo es porque resulta infalsable.

Como prueba de la solidez científica de la teoría de la evolución, casi todos los buenos manuales sobre el tema suelen incluir una relación de casos documentados que la confirman empíricamente. Una forma tentadora de hacer frente a la tesis de que dicha teoría no tiene carácter empírico sería, por tanto, presentar esos casos de manual que mencionamos anteriormente: el melanismo industrial experimentado por la polilla *Biston betularia*, la aparición de cepas bacterianas resistentes a los antibióticos y de insectos resistentes a los insecticidas, la selección de tamaños y formas del pico en los pinzones de las Galápagos, la heterosis en el caso de la anemia falciforme, etc. Estos ejemplos y otros muchos que podrían citarse muestran que la teoría de la evolución, y más en concreto la hipótesis de la selección natural, ha sido puesta a prueba y ha recibido apoyo confirmatorio en diversas ocasiones. Sin embargo, esto no es una respuesta suficiente para solventar el problema de la tautología. Lo que Popper planteó no es que la teoría de la evolución no pudiera tener casos a su favor: toda tautología los tiene por definición. Es más, una tautología sólo puede tener casos a favor. El problema está en que supuestamente no puede tener casos en contra, es decir, que carece de falsadores potenciales, lo cual la convierte en pseudocientífica y deja en entredicho su capacidad

explicativa. Todas las posibilidades estarían permitidas por dicha teoría. Se encontrara lo que se encontrara en la observación de la naturaleza, la teoría tendría siempre un modo de encajarlo. De acuerdo con los patrones de cientificidad popperianos eso la convertía en pseudocientífica. Una acusación de este tipo no se resuelve presentando casos a favor, sino más bien describiendo una experiencia posible capaz de refutar a la teoría, o lo que es igual, haciendo una predicción arriesgada susceptible de ser mostrada empíricamente como falsa [42] .

Supongamos que todos los casos de manual que se citan habitualmente hubieran tenido el resultado contrario: que las polillas melánicas hubieran disminuido en número, en lugar de aumentar, en bosques contaminados; que las bacterias no pudieran desarrollar resistencia a los antibióticos ni los insectos a los pesticidas; que los pinzones de las Galápagos no hubieran variado de tamaño y formas del pico en ambientes distintos; o que el individuo heterocigoto portador de un alelo del gen mutante responsable de la anemia falciforme padeciera de malaria con la misma frecuencia que el individuo homocigoto portador de los dos alelos normales para ese gen. ¿Refutaría esto la teoría de la selección natural? La respuesta desde el planteamiento popperiano es que no: bastaría con cambiar la atribución de «aptitud» en cada caso. En el caso de la polilla diríamos que, por algún factor selectivo desconocido, los individuos más aptos en bosques contaminados son, pese a todo, los típicos, es decir, los de color claro; que no hay diferencias de aptitud entre las bacterias frente a los antibióticos o entre los insectos frente a los pesticidas, puesto que todos mueren; que el tamaño y la forma del pico en los pinzones no proporcionan diferencias de aptitud; y, finalmente, que el heterocigoto portador de la mutación que produce la anemia falciforme y el homocigoto normal para ese gen tienen la misma aptitud y, por tanto, si el alelo mutante no ha desaparecido se debe a la deriva genética o a razones desconocidas por el momento, y no a la heterosis. Es decir, en todos los casos se apelaría a factores selectivos desconocidos o a la irrelevancia adaptativa de ciertos rasgos antes que dar por falsada la propia idea de una evolución por selección natural.

Ahora bien —podemos preguntarnos—, ¿se debería esto a que la

teoría es en sí misma infalsable o más bien a que la actitud de sus partidarios la convierte en infalsable por negarse de hecho a aceptar cualquier posible contraejemplo? Aunque con la acusación de ser tautológica Popper está indicando que la teoría es infalsable en sí misma, con independencia de lo que hagan sus defensores, lo cierto es que en la estrategia que acabamos de describir no sería nada desdeñable el que los biólogos evolucionistas tomaran una actitud semejante, y en caso de que lo hicieran, los reproches irían muy posiblemente dirigidos contra ellos más que contra la teoría. Habrían sido ellos con su actitud siempre defensiva y nunca crítica los que habrían convertido a la teoría en infalsable, pero no por una deficiencia lógica propia de la teoría, sino por su modo de sostenerla. Cualquier teoría científica, incluso la mejor que se nos ocurra como ejemplo, se volvería infalsable si sus defensores actuaran de este modo. Ésta es, por otra parte, una cuestión de difícil manejo dentro de la filosofía popperiana y una de las razones de la inoperancia real de su criterio de demarcación (cf. Diéguez 1993).

Lo interesante del asunto es que el propio Darwin describió en el capítulo VI de *El origen de las especies* dos experiencias refutadoras posibles, presentándolas explícitamente como casos que, de darse, acabarían con su teoría. El primero sería el hipotético descubrimiento de que un órgano complejo se formó súbitamente y no mediante pequeñas modificaciones; el segundo, que un rasgo propio de una especie se formó en beneficio exclusivo de otra especie (Darwin 1872, pp. 146 y 162). De hecho, Popper reconoce esto de forma implícita cuando afirma que la única predicción de la teoría darwinista es el carácter gradual de los cambios (cf. Popper 1974a, p. 137-8). Un cambio abrupto en un rasgo debería, pues, haber sido considerado por el propio Popper como una predicción fallida y, por tanto, como una refutación posible —aunque ya hemos explicado en el capítulo anterior que es un asunto en discusión en qué medida el neodarwinismo puede encajar cambios evolutivos abruptos—. Esto pone de manifiesto que la teoría de la evolución, como han repetido sus defensores, no se puede reducir a la afirmación spenceriana de la supervivencia de los más aptos, y que, incluso en el caso de que esta afirmación formara parte de ella y fuera irremediablemente tautológica, habría otras formas posibles

de contrastar (y eventualmente falsar) la teoría (cf. Waters 1986).

El filósofo Michel Ruse dio una eficaz y pronta respuesta a la acusación de Popper. Si nos atenemos al hecho de que los biólogos llaman «los más eficaces» a los individuos que más sobreviven y más descendencia tienen, entonces el enunciado que venimos analizando podría parecer tautológico. Pero si analizamos lo que los biólogos suelen entender que hay detrás de ese enunciado, entonces nos encontramos con una tesis claramente empírica. Lo que el biólogo afirma es que en una población los individuos se reproducirán en proporciones diferentes (reproducción diferencial) dependiendo en buena medida al menos de ciertas características fenotípicas que son adaptativas, y que los que más se reproducen comparten esas características (cf. Ruse 1977 y 1979) [43].

En tal sentido se ha expresado también Elliott Sober. Él cree que «el hecho de que la teoría de la evolución *contenga* esta tautología no demuestra que la teoría entera sea una tautología» (Sober 1996, p. 126). También la ley de equilibrio de Hardy-Weinberg es en sí misma una tautología, y sin embargo, eso no convierte en algo vacío de contenido empírico a la genética de poblaciones, de la que forma parte [44]. Sober considera que el núcleo de la teoría de Darwin se cifra en dos hipótesis históricas, ninguna de las cuales puede ser interpretada como una verdad analítica, a saber: que todas las formas de vida están relacionadas y que la selección natural es la causa de la diversidad que observamos en ellas.

Por otra parte, el concepto de eficacia (*fitness*) es, según Sober, "una reserva de terreno(18) para una explicación más profunda que prescinde del concepto de eficacia" (Sober 1996, p. 132). Una vez que descubrimos cuáles son las características físicas que hacen a unos individuos más eficaces que a otros, son esas características las que permanecen en la explicación del cambio experimentado en la frecuencia de fenotipos en la población, y la tautología desaparece.

Es decir, aunque la eficacia biológica se defina como la capacidad para sobrevivir y reproducirse, lo importante no es esta definición, sino el hecho de que los individuos poseen ciertas características que les hacen estar mejor o peor adaptados a su medio, y es la posesión de esas características la que explica que unos individuos tengan más eficacia biológica que otros. Entendida la eficacia de este modo, desaparece la tautología. El enunciado

«sólo los más eficaces sobreviven» puede ser interpretado ahora como un enunciado no tautológico y empíricamente contrastable, a saber: «sólo los individuos con las características C_1, C_2, C_3… C_n sobreviven».

Stephen Jay Gould, por citar también a un biólogo profesional, ha hecho observaciones interesantes sobre el problema (cf. Gould 1989a). Para Gould el error parte de creer que no hay criterios independientes de la supervivencia y la reproducción para determinar la eficacia biológica. Aunque reconoce que un sector de la literatura evolucionista pueda ser objeto de esa crítica, no cree que deba aplicarse a toda. Hay muchos estudios en los que la atribución de una mayor eficacia biológica a ciertos individuos se hace en función de la posesión por parte de éstos de algunos rasgos que se consideran mejores para la supervivencia y la reproducción, con independencia de cual sea la suerte real de dichos individuos. «Ciertos rasgos morfológicos, fisiológicos y comportamentales —escribe— deben ser superiores *a priori* como diseños para vivir en nuevos entornos. Estos rasgos confieren eficacia biológica por un criterio ingenieril de buen diseño, no por el hecho empírico de su supervivencia y su propagación» (Gould 1989a, p. 95). No hay, pues, tautología encerrada aquí, aunque obviamente en muchas ocasiones la determinación de cuáles son esos rasgos no es nada fácil, sobre todo teniendo en cuenta los efectos secundarios que puede tener su posesión y que pueden pasar desapercibidos en un primer análisis.

La señal más clara de que no hay tautología encerrada en el darwinismo es que no todas las características de los individuos que se reproducen en mayor proporción son las más aptas, en el sentido de mejor «diseñadas» para el entorno, ni por tanto los individuos con las características más aptas tienen que ser los que más se reproduzcan. Puede ocurrir, en efecto, que los organismos con las características que les permiten estar mejor adaptados a su ambiente no sean los que tengan más eficacia biológica. Supóngase, por ejemplo, que los individuos mejor dotados para la supervivencia deben ese potencial éxito a un rasgo muy provechoso para obtener recursos en ese ambiente, pero cuya posesión, por algún tipo de efecto de los genes que lo producen sobre otros genes distintos (efectos pleiotrópicos), causa en estos individuos una fertilidad

menor. En tal caso, es muy posible, dependiendo de las condiciones concretas, que los genes causantes de ese rasgo adaptativo disminuyan su frecuencia en la población, hasta desaparecer del todo. Y viceversa, puede ocurrir que los individuos o genotipos de mayor eficacia biológica (con más éxito reproductivo) tengan rasgos poco o nada adaptativos. Consideremos el caso real de la mutación en el *locus t* en ratones domésticos. Esta mutación hace que el heterocigoto produzca más espermatozoides (por encima del 80% y hasta el 95%) con el alelo mutante en *t* que con su alternativa (lo cual aumenta la eficacia reproductora de ese genotipo, ya que lo normal sería sólo el 50%); pero cuando el alelo mutante se da en homocigosis en los machos, el resultado es la esterilidad del individuo e incluso en la mayor parte de las ocasiones resulta ser una combinación letal (cf. Lewontin y Dunn 1960, Ayala 1995, p. 28 y Dobzhansky *et al.* 1993, p. 125)[45]. Otro ejemplo lo proporciona el extinto alce irlandés (*Megaloceros giganteus*), que en realidad no era irlandés, sino que se extendía por todo el continente euroasiático. Se supone que hubo una presión selectiva —una preferencia de las hembras— en favor de un tamaño corporal cada vez mayor. Pero el aumento del tamaño corporal iba acompañado de un crecimiento todavía más rápido del tamaño de la cornamenta (crecimiento alométrico). La enorme cornamenta resultante exigía un gasto enorme en calcio y fósforo, de modo que en épocas de escasez se producirían muertes masivas de machos. Esto, unido a la dificultad para huir de los depredadores y desenvolverse adecuadamente en la espesura del bosque, terminó por extinguir a dicha especie.

Así pues, en ciertos casos los genotipos con mayor eficacia biológica (los seleccionados mediante selección natural) pueden ser genotipos peligrosos para la supervivencia de la especie. La selección natural implica selección de los individuos con mayor eficacia biológica, pero esto no siempre implica selección de los individuos con genotipos mejores para la supervivencia. La razón es que la eficacia biológica se basa en la eficacia reproductora, la cual, en ciertas condiciones, puede ir en detrimento de la supervivencia del individuo o incluso de la especie (cf. Rankin y López-Sepulcre 2005). La selección natural no debe, por tanto, ser definida como la supervivencia de los más aptos (en este sentido de eficaces), ya que

éstos pueden conducir a una especie a su extinción. Por otra parte, los más eficaces son, por definición, los que dejan más descendientes fértiles, pero los que hacen eso no son siempre los mejor dotados desde el punto de vista de la adaptación al medio. Adaptación y selección son cosas que pueden ir separadas. Supongamos por un momento (cf. Lewontin 1979, p. 13) que una mutación produce únicamente una duplicación de la fertilidad en los individuos que la portan y ningún otro efecto en el fenotipo. Estos individuos tendrán más eficacia biológica y transmitirán más sus genes a las generaciones futuras; la selección natural actuará entonces a su favor. Pero dado que su fenotipo es el mismo que en los individuos no mutantes, no puede decirse que estén mejor adaptados. El aumento en el número de descendientes de estos individuos no significará un aumento en el tamaño de la población, ya que los recursos serán los mismos y no tendrán ventaja en su obtención. El gen mutante terminará por extenderse a toda la población, pero su adaptación al entorno no habrá mejorado. Ciertamente, para el neodarwinismo lo esperable a largo plazo es que sean los mejor adaptados los que resulten ser también los más eficaces, puesto que las características que mejoren su adaptación mejorarán muy probablemente sus oportunidades de reproducción[46]. Pero si esto ha sido así o no en realidad es algo que sólo puede determinarse empíricamente.

Podría decirse, tomando lo que hay de común en estas respuestas, que la tesis de que selección natural favorece los rasgos que aumentan la eficacia biológica sería una tautología si el único modo de determinar la contribución de un rasgo a la eficacia biológica fuera el hecho de que ha sido seleccionado. Pero no es así. Cabe determinar la mayor eficacia biológica proporcionada por un rasgo frente a otro alternativo mediante estudios empíricos detallados de la incidencia de esos rasgos en la capacidad de los organismos que los poseen para enfrentarse a su medio y tener mayor éxito reproductivo. No debemos centrarnos, pues, en la afirmación genérica de la supervivencia de los más aptos, sino en las explicaciones concretas acerca de cómo la posesión de determinados caracteres aumenta las posibilidades de reproducción y de fertilidad de la descendencia, lo que daría razón de la extensión de los mismos (o de los correspondientes genotipos) entre

la población. Del mismo modo, no hay nada tautológico en decir que la selección natural conduce a la extensión de los rasgos adaptativos en una población porque, de hecho, en ocasiones no es esto lo que ocurre.

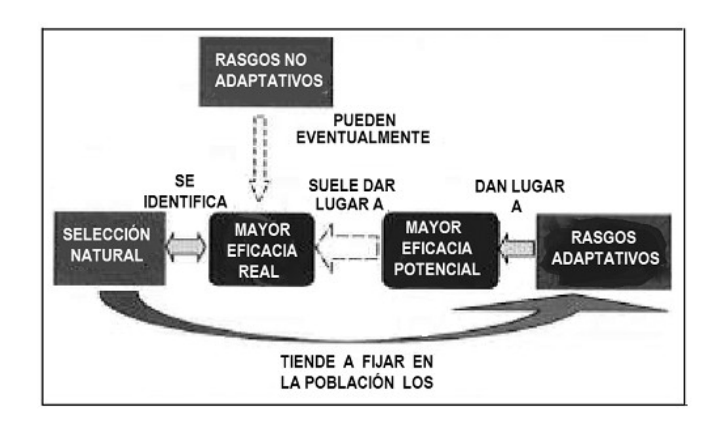
Un modo de entender la eficacia biológica que ha tenido una acogida especialmente favorable y que permite perfilar las ideas anteriores, es entenderla como una propensión, en particular como la propensión a tener más éxito reproductivo (cf. Mills y Beatty 1979 y Brandon 1978, y para una crítica Rosenberg 1982, Waters 1986 y Beatty 1992). Desde esta interpretación, la eficacia biológica no se refiere al éxito reproductivo que de hecho ha tenido un individuo o genotipo (podría haber sido un individuo muy eficaz biológicamente, pero haber muerto accidentalmente sin dejar descendencia), sino a su éxito reproductivo *potencial*, esto es, a la contribución esperada a la descendencia que tendrá el individuo en función de sus características físicas y de lo apropiado que sea su diseño para un entorno. Esto convierte a la eficacia biológica en una propiedad *disposicional*(19), como la fragilidad o la elasticidad. Las diferencias en eficacia biológica dependerán entonces de forma contingente, y sujeta por tanto a excepciones, de las relaciones funcionales entre los organismos y el medio ambiente, es decir, la eficacia biológica dependerá de la adaptación (entendida como la posesión de rasgos apropiados en un entorno). Y por ello, del mismo modo que los químicos no explican la solubilidad de una sustancia apelando a un supuesto principio de disolución de lo soluble, sino señalando las propiedades moleculares que hacen que, dadas ciertas condiciones, una determinada sustancia se disuelva en otra, el biólogo evolucionista debe explicar qué propiedades poseídas por un organismo aumentan su propensión en un determinado entorno a tener descendencia fértil[47]. En el caso de *Biston betularia*, el biólogo evolucionista explicará cómo los individuos melánicos pasan más desapercibidos ante sus depredadores en bosques ennegrecidos a causa de la contaminación industrial, con lo cual hay más probabilidades de que se reproduzcan ellos que los individuos típicos.

Esta distinción entre eficacia potencial y eficacia real elimina además el problema que presenta el siguiente caso hipotético, que ha aparecido de forma recurrente en la literatura evolucionista.

Supongamos dos individuos que son gemelos idénticos. Antes de llegar a la edad reproductiva, uno de ellos muere accidentalmente (lo mata un rayo, por ejemplo). El otro se reproduce normalmente. Si la eficacia biológica se identificara únicamente con el éxito reproductivo, habría que concluir que el gemelo superviviente ha tenido una eficacia mucho mayor; y sin embargo eran individuos físicamente iguales a efectos prácticos. ¿Puede decirse que el individuo superviviente tenía más eficacia biológica sólo porque al otro lo partió un rayo? Esto no parece muy útil desde el punto de vista científico. En cambio, si asumimos la distinción entre eficacia potencial y eficacia real, podemos decir que los dos individuos tenían la misma eficacia potencial, en el sentido de que poseían las mismas características para lograr la supervivencia y obtener éxito reproductivo, pero que su eficacia real fue distinta debido a un accidente. Recordemos la cita de Gould que vimos antes: se supone que los rasgos confieren eficacia biológica por un criterio ingenieril de buen diseño, no por el hecho empírico de su supervivencia y su propagación.

El problema que esta interpretación plantea es el de cómo medir algo que es meramente disposicional. Pero no es un problema tan grave que deba hacernos desistir de usar la noción de eficacia potencial. Hay soluciones posibles en la práctica (cf. Wouters 2003, p. 646).

Aunque el asunto de encontrar una definición adecuada de eficacia biológica (*fitness*), o de adaptación o aptitud (*adaptation, adaptedness*), sigue estando bajo controversia [48] y cabe esperar ulteriores refinamientos que introduzcan nuevos matices en la discusión, creo que las relaciones entre los conceptos de selección natural, eficacia biológica real, eficacia biológica potencial y adaptación podrían esquematizarse de una forma adecuada del siguiente modo:



Hemos venido diciendo que la eficacia biológica depende de la adaptación, pero lo hace de una forma contingente. Los mejor adaptados tendrán más propensión a sobrevivir y reproducirse, pero en ocasiones no sucederá así. No obstante, hay autores que rechazan esta tesis. En su opinión, no cabe hablar de eficacia biológica si no es como consecuencia de la adaptación. Así, J. G. Lennox afirma que «sólo cuando las diferencias en el valor adaptativo de los fenotipos producen diferencias en la propensión reproductiva, podrán tomarse las diferencias reales en la reproducción como una medida de la eficacia biológica». Dicho en otros términos, los cambios en las frecuencias genotípicas «indican diferencias en la eficacia biológica sólo si tenemos evidencia independiente de que estos cambios son debidos a diferencias adaptativas, es decir, a diferencias funcionales relativas a un entorno común» (cf. Lennox 1999, p. 293 y 294). De forma análoga, R. N. Brandon (1978), define la selección natural de modo que sólo sea aplicable al éxito reproductivo causado por una mejor adaptación al medio. Brandon identifica, pues, la selección natural con la producción de una mejor adaptación, pero la tautología desaparece porque hay casos de reproducción diferencial que no son casos de selección natural y, por tanto, no son casos de mejor adaptación.

En la propuesta que aquí estamos exponiendo, la selección natural se identifica con la reproducción diferencial, y la tautología desaparece porque hay casos de reproducción diferencial (y por tanto de selección natural) que no son casos de mejor adaptación.

Asumimos, pues, la tesis de Gould y Lloyd (1999, p. 11 907), según la cual «la adaptación debe ser reconocida como un resultado potencial de un proceso de selección, no como la definición del mecanismo de selección mismo». No obstante, nótese que tanto en esta interpretación como en la anterior, la mejor adaptación sólo puede ser el resultado de la selección natural. Brandon reconoce que los biólogos suelen identificar la selección natural con la reproducción diferencial, pero atribuye esto a la falta de cuidado, no a la falta de comprensión. Yo creo que debemos aceptar sin más la práctica de los biólogos en este punto, aunque eso nos lleve a considerar como selección natural casos en que la reproducción diferencial no se ha debido a la mejor adaptación. Quizás tenga razón Brandon cuando afirma que la mayoría de los biólogos no consideraría como selección natural al hecho de que los menos aptos se hayan reproducido mientras que los más aptos no han podido hacerlo porque los ha eliminado un rayo. Pero creo que los ejemplos hipotéticos que se han citado antes dejan ver claramente que hay casos de reproducción diferencial donde la mejor adaptación no está presente y que sin embargo un biólogo actual no tendría reparos en considerar como ejemplos de selección natural. En otras palabras, la reproducción diferencial debida a causas meramente azarosas (un accidente cósmico, geológico, meteorológico, etc.) no suele ser vista como selección natural (aunque la cuestión es en ocasiones difícil de determinar, y no todos están dispuesto a esta distinción[49].), pero sí cuenta toda reproducción diferencial entre cuyas causas esté la posesión por parte de los organismos de un rasgo heredable, sea éste adaptativo o no. Es decir, el rasgo en cuestión debe haber contribuido al mayor éxito reproductivo de unos individuos frente a otros (cf. Godfrey-Smith 2007).

Finalmente, un intento más general de resolver la cuestión que, aunque se aparta de los anteriores, tiene el interés de que se acerca bastante a la tesis popperiana de que la teoría de la evolución es un programa de investigación más que una teoría empírica, es la propuesta de David Resnik (1997). Resnik parte de la caracterización del adaptacionismo hecha por Elliott Sober (1996, p. 202):

> *Adaptacionismo*: La mayoría de los rasgos fenotípicos en la mayoría de las poblaciones pueden ser explicados por un modelo en el que se describa la selección y se ignoren los procesos no selectivos.

Piensa que el adaptacionismo, así formulado, aunque no es falsable en sentido popperiano, es una hipótesis científica muy general susceptible de encontrar o no apoyo empírico mediante la contrastación de diversas hipótesis adaptacionistas aplicadas a casos concretos:

> El adaptacionismo es así una metahipótesis (o teoría general) sobre el papel de la selección natural en la evolución, y el destino de este programa de investigación depende en última instancia de nuestra capacidad para confirmar sus afirmaciones acerca de la importancia de la selección en casos diversos. Aunque no podemos contrastarlo a corto plazo, podemos contrastarlo a largo plazo mediante la confirmación (o desconfirmación) de hipótesis adaptacionistas. (Resnik 1997, p. 42)

No obstante, Resnik sostiene que la mejor manera de entender el adaptacionismo, y la que mejor encaja con la práctica de los biólogos evolucionistas, es como una *heurística* (esto es, como una regla estratégica para proponer y desarrollar hipótesis), en lugar de como una hipótesis empírica. Entendido de este modo, su formulación sería:

> *Adaptacionismo*: Propón, desarrolla (*pursue*) y contrasta hipótesis adaptacionistas. (Resnik 1997, p. 47).

Formulación que mostraría por qué muy pocos biólogos intentan contrastar directamente el adaptacionismo. No se trataría de un enunciado susceptible de verdad o falsedad, sino de un imperativo que podrá ser más o menos útil, justificado o productivo. La conveniencia futura de seguir adoptando esta regla heurística vendrá dada por el éxito confirmatorio que encuentren las hipótesis adaptacionistas particulares que vayan siendo formuladas. De este modo ha procedido la ciencia con otros programas de investigación, como el mecanicismo en física y el conductismo en psicología.

Fueron abandonados no porque resultaran falsados, ya que por las mismas razones expresadas con respecto al adaptacionismo resultaban infalsables, sino porque dejaron de ser útiles para nuestros fines cognitivos.

Esté o no en lo cierto Resnik en los detalles de su propuesta, hay algo en lo que suelen coincidir buena parte de los autores que han considerado este asunto: el biólogo evolucionista, en su trabajo habitual, no somete a contrastación empírica el evolucionismo en su totalidad —el cual funciona como un marco teórico general— sino hipótesis evolutivas concretas acerca de la adquisición de un determinado rasgo por parte de una especie. Hipótesis que se formulan de modo que resulten falsables y, por supuesto, alejadas de cualquier tautología. Hipótesis tales como que el dedo tercero del aye-aye de Madagascar, extremadamente fino y largo, es una adaptación para extraer insectos de los huecos de los árboles, o que la ecolocación en los murciélagos es una adaptación para el vuelo en total oscuridad. Ahora bien, la falsación de alguna de estas hipótesis concretas no lleva a los biólogos a considerar falsada la teoría de la evolución.

4.2. ¿Puede la selección natural explicar la evolución?

Tras el fracaso de Popper en su intento de convencer a los filósofos de la ciencia de que la teoría de la evolución no era una genuina teoría científica, sino un programa metafísico de investigación; cuando parecía que en la comunidad filosófica se había llegado a una cordial entente con el darwinismo e incluso se comenzaba a sacar bastante provecho de él en áreas como la epistemología, la antropología, la filosofía social y la ética; la publicación de un libro escrito por un filósofo norteamericano y por un biofísico italiano reconvertido en científico cognitivo, ha vuelto a remover las aguas con una intensidad inesperada para muchos. Se trata del libro titulado *What Darwin Got Wrong* (Lo que Darwin malinterpretó), publicado en 2010 por Jerry Fodor y Massimo Piattelli-Palmarini.

En realidad, las primeras cien páginas del libro —toda la primera parte— no añaden nada nuevo a las críticas realizadas en las últimas décadas desde algunas disciplinas biológicas al neodarwinismo y al adaptacionismo estricto, varias de las cuales

hemos comentado en el capítulo anterior. Fodor y Piattelli-Palmarini nos recuerdan lo que todo biólogo bien informado debe saber hoy: que hay fenómenos que el neodarwinismo tiene dificultades teóricas para encajar. Las constricciones, los cambios no graduales desvelados por *evo-devo*, los fenómenos de autoorganización, la plasticidad fenotípica, la deriva genética y otros procesos de evolución aleatoria y no adaptativa, la herencia epigenética, la transferencia horizontal de genes, etc. Ellos consideran que todos estos casos no representan meros retos intelectuales para el neodarwinismo, sino que constituyen una refutación empírica en toda regla de dicha teoría. Por eso critican a Gould y a Lewontin cuando en su famoso artículo contra el panadaptacionismo (Gould y Lewontin 1979) dejan claro que ellos siguen considerando que la selección natural, aunque no sea la única causa de la evolución, es al menos el mecanismo más importante. Su comentario al respecto es contundente: «Si ésa es la moraleja que se buscaba, entonces lo que Gould y Lewontin propusieron, aunque fuera visto por muchos como extremadamente tendencioso, no era más que una enmienda bastante conservadora de la tradición adaptacionista. […] Lo que Gould y Lewontin ofrecieron es un tipo muy sofisticado de adaptacionismo, pero un tipo de adaptacionismo después de todo» (Fodor y Piattelli-Palmarini 2010, p. 99).

Está claro, pues, que en su opinión la crítica de Gould y Lewontin se quedó demasiado corta y que hay que dar un paso más allá. No es que la selección natural no sea el principal mecanismo de la evolución, es que hay algo en la idea de la selección natural que está «fatalmente equivocado» (p. xv) y es «irremediablemente defectuoso» (p. 1). La selección natural ni siquiera puede ser «el mecanismo que genera la taxonomía histórica de las especies» (p. 2). La teoría de la selección natural «es vacía» (p. 16) y carece de capacidad para explicar por qué ciertos rasgos han sido seleccionados en lugar de otros (p. 110). Por tanto, la tesis darwinista según la cual la evolución es «el producto de la selección externa actuando sobre variaciones fenotípicas generadas aleatoriamente [es] radicalmente insostenible» (pp. 43-44). Por supuesto esto implica que, pese a lo que Darwin creyera, el origen

de las especies no puede deberse a la acción de la selección natural. La tesis de que la selección natural es siquiera un mecanismo de la evolución es sencillamente falsa (cf. pp. 95 y 114)[50].

En qué medida logren convencer a los biólogos de que todos estos ejemplos que ellos mencionan dan para considerar refutado el neodarwinismo es algo que sólo el tiempo dirá. No obstante, no parece que las perspectivas sean muy halagüeñas si tenemos en cuenta que hasta el momento, con alguna contada excepción, los principales responsables de esas novedades teóricas y empíricas que ellos citan no han ido tan lejos, ni lo han pretendido, como Fodor y Piattelli-Palmarini reconocen (cf. p. 55). Más bien al contrario, algunos de los representantes de evo-devo, por citar uno de los campos novedosos en los que el libro trata de apoyar sus críticas, han mostrado la complementariedad de estos hallazgos con las ideas darwinistas (cf. Carroll 2006 y 2009). Y *grosso modo* lo mismo puede decirse de lo que escribe Gould en lo que sin duda es su obra definitiva, *La estructura de la teoría de la evolución* (cf. Gould 2004).

¿Qué argumentos filosóficos —que es lo que ahora nos interesa— esgrimen para sustentar una conclusión tan fuerte? Para empezar, digamos cuál es el error del que culpan a Darwin. Éste habría cometido, según ellos, una falacia lógica: la falacia intencional. Habría intentado inferir erróneamente a partir de la tesis que sostiene que la evolución es un proceso en el que son seleccionados los organismos con rasgos adaptativos, la tesis completamente distinta de que la evolución es un proceso en el que los organismos son *seleccionados por* tener ciertos rasgos adaptativos (cf. p. xvii). En la base de esta denuncia está una influyente distinción realizada por Elliott Sober. La distinción entre «selección de» y «selección por» (cf. Sober 1984/1993, pp. 97-102). En un proceso selectivo, incluyendo el que lleva a cabo la selección natural, la selección puede estar actuando sobre una determinada característica A, pero dado que la característica A puede venir ligada de diversos modos en esas entidades concretas a la característica B, cuando se seleccione A, se seleccionará también B. En ese caso diremos que esas entidades han sido *seleccionadas por* poseer A, aunque también ha habido, como subproducto, una

selección de B. Si tenemos un recipiente con bolas grandes rojas y bolas pequeñas verdes y las hacemos pasar todas por un filtro con agujeros por los que caben las pequeñas, pero no las grandes, al final tendremos sólo bolas verdes. En tal caso habrá habido una selección del color verde, pero esto es un resultado accidental del hecho de que todas las bolas pequeñas eran verdes, puesto que la auténtica selección realizada por el filtro ha sido por el tamaño, no por el color. Lo que Fodor y Piattelli-Palmarini sostienen es que Darwin infirió erróneamente que, como hay *selección de* ciertos caracteres adaptativos, eso implica que la selección se ha producido *por* la posesión de dichos caracteres, lo cual, como ya explicó el propio Sober, es confundir un efecto con una causa.

La sustancia del argumento, que Fodor ya había expuesto en un trabajo anterior (Fodor 2008a), y que por tanto podemos suponer que es de su exclusiva autoría, consiste en mostrar que la selección artificial no es un buen Modelo de la selección natural, como Darwin creía. En la selección artificial hay un sujeto consciente, un ser humano, que selecciona y sabe por qué selecciona. Sabe qué rasgos han sido los causalmente relevantes en el proceso de selección y qué rasgos se han seleccionado como un subproducto del proceso anterior; sabe —en suma— cuándo ha habido selección por ciertos rasgos y cuándo ha habido meramente selección de ciertos rasgos. Pero en la selección natural no hay nada parecido. Ninguna entidad mental, ni siquiera bajo el aspecto de «Madre Naturaleza» es en tal caso un agente de la selección, al menos desde una perspectiva naturalista.

Cuando dos rasgos aparecen siempre correlacionados, como el tamaño y el color en el ejemplo anterior, no podemos saber cuál de ellos ha sido el causalmente relevante en un proceso de selección natural. No podemos establecer qué rasgo es el que aumenta realmente la eficacia biológica de los organismos que lo poseen y qué rasgo sólo se está beneficiando de su conexión con él. La única forma de saber una cosa así es que se nos presentara una situación hipotética en la que uno de los dos rasgos se diera sin el otro y viéramos entonces si ese rasgo por sí solo aumenta la eficacia biológica del organismo. Es decir, la cuestión podría decidirse si pudiéramos determinar empíricamente cuál de los siguientes dos enunciados condicionales contrafácticos es verdadero:

1. Si el rasgo A está presente, pero no el B, la eficacia biológica del organismo aumenta y se da entonces un proceso de selección por tener el rasgo A.
2. Si el rasgo B está presente, pero no el A, la eficacia biológica del organismo aumenta y se da entonces un proceso de selección por tener el rasgo B.

Si pudiésemos establecer la verdad de (1), entonces, en los casos en que A y B se dieran juntos, podríamos decir que *si no se hubiera seleccionado A, no se habría seleccionado B*, y al contrario si lo que se estableciera fuera la verdad de (2). El problema es que cuando A y B son coextensivos es imposible saber cuál de esos dos enunciados contrafácticos**(20)** es el correcto, porque A y B no pueden ser separados jamás. El corazón bombea sangre, pero también produce ruidos al latir. ¿Cuál de los dos rasgos ha sido el objeto de la selección natural? ¿Cómo podría la selección natural discriminarlos siquiera? Todos diríamos que el rasgo sobre el que ha actuado la selección natural es el bombeo de sangre, y que el sonido es un subproducto sin relevancia adaptativa, pero no tenemos ninguna base empírica para sustentar esta afirmación, porque un rasgo no se da jamás sin el otro. En el ejemplo usado por Gould y Lewontin de los arcos y las pechinas de la catedral de San Marcos, que son rasgos arquitectónicos coextensivos, sabemos que lo que el arquitecto busca expresamente diseñar y construir son los arcos, y que como consecuencia de ello obtenemos las pechinas. Aquí la respuesta es fácil porque hay un sujeto consciente que selecciona y al que podemos preguntar directamente. Sabemos así que si se pudieran construir arcos sin que se obtuvieran con ello pechinas, los arquitectos los harían. Pero esto no está a nuestro alcance en el caso de la selección natural. No hay, repitámoslo, una Madre Naturaleza seleccionando rasgos conscientemente.

Tomemos un ejemplo largamente discutido en la literatura: el del sistema visual de la rana. Cuando una mosca pasa volando cerca de la rana, ésta salta e intenta darle caza. Obviamente, obtener alimento es muy bueno para aumentar la eficacia biológica de la

rana, y hemos de suponer que la selección natural ha seleccionado el sistema visual de la rana, entre otros motivos, por detectar bien las moscas en vuelo. Pero ¿no podríamos decir igualmente que lo que el sistema visual tiene, y por tanto lo que la selección natural ha seleccionado, no es la capacidad para ver moscas en vuelo, sino para detectar una «perturbación negra en el ambiente»? No podemos preguntarle a la rana cuál es su intención al cazar, si cazar moscas o cazar perturbaciones negras en el ambiente, y el problema es que, sea cual sea de los dos el contenido semántico de su intención, ambos son causalmente equivalentes en lo que a la conducta de la rana se refiere. Para la selección natural los dos rasgos serían indistinguibles. De ahí, Fodor y Piattelli-Palmarini sacan la conclusión que esperábamos: la selección natural no es un mecanismo evolutivo y la teoría de Darwin es falsa:

> [L]a teoría de la evolución se propone dar cuenta de la distribución de los rasgos fenotípicos en una población de organismos; y se supone que la explicación depende de la conexión entre los rasgos fenotípicos y la eficacia biológica de los organismos a cuyo fenotipo pertenecen dichos rasgos. Pero resulta que cuando los rasgos fenotípicos son coextensivos (localmente o de otra forma), la teoría de la selección no puede distinguir el rasgo sobre el que la eficacia biológica es contingente del rasgo que no tiene ningún efecto sobre la eficacia biológica (y meramente viaja gratis). A pesar de la propaganda que pueda haber en contra, la selección natural no puede ser un mecanismo general que conecte la variación fenotípica con la variación en eficacia biológica. Por tanto, la selección natural no puede ser el mecanismo de la evolución, (p. 114).

Hay una respuesta a este argumento que es bastante inmediata y que, como era de esperar, ellos ya toman en cuenta en el libro: cuando se conoce la estructura del filtro selectivo —como sucede en el ejemplo de las bolas grandes rojas y pequeñas verdes—; cuando se sabe que el filtro es una criba de agujeros de pequeño tamaño y no consta de sensores ópticos capaces de discriminar el color, se puede tener la seguridad de que entre esas dos propiedades de color y tamaño, la selección ha sido *por* el tamaño y, como consecuencia,

ha habido selección *del* color. Pese a que en este caso colores y tamaños son propiedades correlacionadas, el filtro no tiene ningún dispositivo que le haga discriminar colores, sólo discrimina tamaños. Para justificar esto no hace falta creer que el filtro posee una mente que le hace decidirse por el tamaño en lugar de por el color, ni hace falta tampoco ninguna ley selectiva que diga algo así como que, en el contexto de este tipo de dispositivos, el tamaño siempre será seleccionado frente al color cuando ambos sean propiedades coextensivas. Lo único que hace falta es comprender los detalles concretos del proceso y los mecanismos causales que actúan en cada caso. No hay necesidad de aducir ley evolutiva alguna para explicar esto, bastan las leyes de la física y de la química.

Su réplica a esta objeción es reveladoramente débil. Esto es lo que dicen al respecto:

> Dicho brevemente, *a lo sumo* las intuiciones acerca de la criba de Sober nos muestran cómo trazar la distinción selección/selección-por cuando *se especifican los mecanismos que median la selección*. Siendo así, no nos dicen nada acerca de cómo trazarla dentro del marco de las suposiciones adaptacionistas; esto es, cuando sabemos qué rasgos fenotípicos covarían con la eficacia biológica pero (habitualmente) no sabemos qué mecanismos causales median el covariamiento. […] En el ejemplo de Sober se nos dan los mecanismos que conectan las propiedades fenotípicas con los resultados de la clasificación; pero en las explicaciones adaptacionistas típicas esto no se nos da. Por tanto, la apelación a la criba de Sober no muestra que las explicaciones adaptacionistas pueden reconstruir la distinción entre selección y selección-por (pp. 128-129).

Y a continuación hacen un comentario más discutible aún:

> Está claro que Sober piensa que las canicas que han sido seleccionadas son las que han atravesado los agujeros y han llegado al fondo, mientras que las canicas contra las que ha actuado la selección son las que han quedado encima de la criba. Pero nótese que este modo de describir lo que sucede

> es completamente arbitrario *incluso si el mecanismo que lleva a cabo la clasificación es especificado exhaustivamente*. Sober puede estar pensando en el tipo de clasificación que sucede cuando se tamiza la harina: se echa la mezcla en la parte superior de la máquina y lo que llega a la parte inferior de la máquina es la parte buena, mientras que lo que se queda atrás es la parte mala. Supongamos, sin embargo, que no estamos tamizando harina sino cribando oro. En este caso es la parte mala la que queda en el fondo y la buena la que queda como residuo. *Lo que la máquina esté cribando depende de lo que el buscador tenía en mente cuando hizo la criba* (p. 129).

Empecemos por esta última afirmación de que no se sabe qué es lo que ha quedado seleccionado, si las bolas grandes rojas o las pequeñas y verdes. Lo cierto es que es irrelevante para la cuestión. Admitamos que el resultado que se obtiene con el dispositivo de Sober permite decir tanto lo uno como lo otro. Pero por hacer más parecida la situación a lo que se supone que ocurre en la naturaleza cuando actúa la selección natural, imaginemos ahora que una máquina se encarga de destruir todas las bolas que quedan encima de la criba y otra máquina se encarga de hacer copias de las que han llegado al fondo del dispositivo. En el instante posterior no tendremos ninguna bola grande roja y tendremos el doble de bolas pequeñas verdes. ¿Hay entonces alguna duda acerca de qué es lo que ha sido seleccionado?

El punto central de la réplica de Fodor y Piattelli-Palmarini está, sin embargo, en el primer texto citado. Lo que están diciendo es que el dispositivo de Sober no enseña nada significativo acerca de la selección natural porque en el caso del dispositivo podemos conocer exactamente su mecanismo de funcionamiento, pero en la selección natural no. Es decir, en las explicaciones adaptacionistas no tenemos la posibilidad de conocer con seguridad y de forma completa los supuestos mecanismos selectivos que están interviniendo en cada caso concreto. Por tanto, la estructura causal completa del proceso selectivo se nos escapa y no podemos determinar con respecto a cualquier propiedad seleccionada si ha habido «selección de» o «selección por».

¿Cómo responder a esto? Digamos que es cierto que en los intentos de ofrecer explicaciones adaptacionistas recurriendo a la selección natural muy posiblemente no podemos conocer con seguridad y de forma exhaustiva los mecanismos intervinientes, pero esto ni singulariza a la teoría de la evolución con respecto a otras teorías científicas ni es un impedimento para que esas explicaciones cumplan su función. La reconstrucción y descripción de los escenarios adaptativos, de los problemas que el organismo tiene que solucionar en el ambiente en el que está en un momento dado, de los rasgos fenotípicos que son relevantes para encontrar una buena solución a dichos problemas y que, por contribuir de ese modo a la eficacia biológica del organismo, el darwinista cree que serán seleccionados, serán siempre conjeturales y falibles. Sin embargo, pese a ello, hay ya un buen historial de éxitos explicativos al respecto. Los biólogos podrán equivocarse al pensar que un rasgo ha sido causalmente relevante en un proceso de selección, cuando en realidad lo ha sido otro, pero esto no es nada que una ulterior investigación no pueda en principio corregir, ni es un riesgo exclusivo del adaptacionismo.

Podría argüirse que es siempre *concebible* alguna otra propiedad, correlacionada con aquélla que se considerara sujeta a la «selección por», tal que el conocimiento que tenemos de la estructura del filtro (del escenario adaptativo y del modo en que actúan los rasgos que consideramos relevantes) no permita decidir cuál de ellas es la que realmente ha estado sujeta al proceso de «selección por». Pero aún suponiendo que esto fuera así, representa una objeción más formal que real. Su peso contra la teoría de la evolución sería el mismo que tiene la objeción según la cual la evidencia empírica no puede discriminar entre la teoría de la evolución y la «teoría» que sostiene que el mundo fue creado por Dios hace cinco minutos, pero le dio el aspecto que tiene, como si todo hubiera sido un producto de la evolución, quizá para poner a prueba a los incautos. Existe, en efecto, una infradeterminación empírica entre estas dos teorías, pero no se ve por qué esta infradeterminación debe significar un problema mayor para la teoría de la evolución que para cualquier otra teoría científica. La propiedad de ser obeso se correlaciona en los seres humanos exactamente con la propiedad de ser-obeso-y-más-pequeño-que-

Manhattan. ¿Deberían los médicos preocuparse por averiguar cuál de las dos es realmente la responsable causal de ciertas deficiencias cardiovasculares? (cf. Block y Kitcher 2010). En lo que se refiere a las propiedades reales que debido a la pleiotropía o a la ligadura de genes se transmiten de forma correlacionada en los organismos, los biólogos no suelen tener demasiados problemas en detectar sobre cuál de ellas está actuando la selección natural y cuál, por el contrario, se transmite sólo por la existencia de esa conexión (cf. Sober 2010). Fodor y Piatelli-Palmarini pueden pensar que el problema está justamente en que, aunque el biólogo pueda distinguir una propiedad de otra, la selección natural no puede (cf. Fodor 2008a, p. 10 y 2008b, p. 56)[51]. En mi opinión la evidencia da más bien para afirmar lo contrario: aunque la selección natural las distingue (sólo actúa sobre propiedades causalmente relevantes —el bombeo de sangre ayuda a sobrevivir y reproducirse, el producir sonido en los latidos no lo hace—), el biólogo a veces no puede o no sabe distinguirlas. Pero esto último no significa ningún demérito para la teoría.

Finalmente, conviene clarificar un punto central en la argumentación. Fodor y Piattelli-Palmarini se muestran empeñados en que, dejando de lado agentes selectores intencionales con mente (como la Madre Naturaleza), la única forma en que un proceso de selección natural podría distinguir propiedades coextensivas, de modo que pudiésemos señalar cuál ha estado sujeta a la «selección de» y cuál a la «selección por», sería disponer de leyes evolutivas que ligaran ciertas condiciones ecológicas con la selección de ciertos rasgos. De ese modo podríamos justificar el enunciado contrafáctico «Si no se hubiera seleccionado el rasgo A, no se habría seleccionado tampoco el rasgo B», siendo A y B rasgos correlacionados. Sin embargo, el dispositivo de Sober nos muestra que se equivocan también en este punto. Basta el sentido común y, si acaso, un conocimiento elemental de las leyes de la física para saber que en él, si no se hubiera seleccionado por el tamaño, no habría habido tampoco selección del color. Una pretendida ley universal acerca de la conexión entre tamaños en las bolas y dispositivos seleccionadores no habría añadido nada a la cuestión. Haya o no regularidades biológicas con el rango de leyes, cosa que discutiremos más adelante, ninguna de ellas sería necesaria para

distinguir cuándo ha habido selección de un rasgo por su efecto positivo sobre la eficacia biológica de un organismo.

Esto es importante tenerlo presente porque la acometida final del libro consiste en argumentar que, puesto que no hay leyes de la evolución, no hay entonces teoría de la selección natural. Las explicaciones adaptacionistas acerca del modo en que un rasgo de un organismo se extendió y se fijó en una población por resolver ciertos problemas adaptativos en un determinado entorno ecológico son, según ellos, explicaciones históricas —que entienden como meras «narraciones plausibles»—, y no genuinas explicaciones nomológicas. Su interés reside meramente en que resultan entretenidas y extrañas. Pero cada una de ellas apela a circunstancias muy concretas y a mecanismos muy diversos. No puede encontrarse ahí ninguna generalización de validez universal; ninguna ley que conecte de forma necesaria ciertos rasgos fenotípicos con el éxito reproductivo en ciertos entornos. De esto concluyen que no hay ni habrá una teoría que nos diga que un mismo mecanismo evolutivo actúa en todos los casos:

> Del hecho de que hay explicaciones adaptacionistas que imponen la creencia racional *no se sigue que haya leyes de la adaptación*. Y si no hay leyes de la adaptación no hay (por lo que cualquiera sabe) modo alguno de construir una noción de selección-por que no sea vacía. Y la «selección-por» no es una noción de la que pueda prescindir una explicación (neo)darwinista de la evolución (pp. 137-138).

Acabamos de explicar, sin embargo, que para tener una noción clara y precisa de qué sería un proceso de selección-por no hace ninguna falta tener a nuestra disposición leyes universales acerca de la evolución. Pero es que además la enorme variedad de explicaciones adaptacionistas que se han dado para miles de rasgos fenotípicos en miles de especies proporcionan de hecho una base suficiente para postular como elemento común al menos a la inmensa mayoría de ellas el mecanismo de la selección natural. En un caso se intentará explicar el polimorfismo de colores del caracol de tierra europeo apelando al camuflaje que le proporciona ese rasgo en un determinado entorno; en otro caso se explicará la presencia de proteínas anticongelantes en la sangre de ciertos peces

como un modo de evitar la congelación en las gélidas aguas del Atlántico Sur. En cada uno de esos casos los factores intervinientes y los mecanismos causales son muy distintos, pero coinciden en lo esencial: en ser rasgos que han sido seleccionados por ser adaptativos y contribuir así a mejorar la eficacia biológica de los organismos que los poseen o que los poseen en mayor grado que sus congéneres. Es probable que no haya ninguna ley evolutiva que pueda acoger bajo su manto estos casos y muchos otros que pueden presentarse. Desde J. J. C. Smart a Gould son muchos los filósofos y biólogos que han descartado la posibilidad de formular alguna vez una ley de la evolución. Pero, con la sola excepción de Popper, eso no ha llevado a ninguno de ellos a concluir que la selección natural es una idea vacía. La dicotomía que intentan imponer Fodor y Piattelli-Palmarini es inaceptable. Entre las dos alternativas que nos señalan —o hay leyes de la evolución o la teoría de la selección natural es vacía—, hay otra que, según explicaremos, tiene amplia aceptación entre los biólogos y los filósofos de la biología: no hay leyes de la evolución (o al menos no hemos sido capaces de encontrarlas) pero la selección natural tiene auténtico poder explicativo. Rechazar esta tercera alternativa es lo mismo que declarar que varias décadas de publicaciones en paleontología, en zoología, en botánica, en microbiología, etc. han sido tiempo perdido. Pero ¿puede hablarse de auténtica explicación científica en ausencia de leyes? Como ha quedado establecido en las ya longevas discusiones de los filósofos de la ciencia sobre los modelos de explicación, exigir en estos casos la presencia de leyes implica sustentar una noción de explicación científica demasiado restrictiva. Los biólogos suelen utilizar en sus explicaciones modelos que no constan de ley alguna. En la mayor parte de los casos lo que hacen dichos modelos es detallar el funcionamiento de un mecanismo o de un proceso biológico mostrando la interrelación de sus elementos, como sucede en el modelo de bicapa lipídica de la membrana celular, o en el modelo quimiosmótico de fosforilación oxidativa de Peter Mitchell, o en el modelo de Rice y Salt de la especiación simpátrida, o en el modelo de equilibrio de McArthur y Wilson para la biogeografía insular. Todos estos modelos son explicativos pero ni contienen ni constituyen en sí mismos leyes biológicas. El modo en que explican —eso sí es necesario reconocerlo— es en buena

medida un terreno que debe ser explorado aún por la filosofía de la ciencia.

Ciertamente, como señalan Fodor y Piattelli Palmarini, no hay una única forma en que un rasgo adaptativo pase a las siguientes generaciones, del mismo modo que no hay una única forma de hacerse rico; pero el darwinismo ni pretende ni necesita que la haya. El darwinismo sostiene que, entre otras formas posibles (deriva genética, migraciones, mutaciones, etc.) en las que pueden cambiar las frecuencias génicas en una población, la acción de la selección natural es la forma en que este cambio extiende los rasgos adaptativos. Por supuesto, carece de sentido intentar encontrar una conexión universal entre cada rasgo concreto y su probabilidad de ser seleccionado frente a otro rasgo. Eso dependerá siempre de factores contextuales. Mas siendo así, los modelos de la genética de poblaciones muestran que dicha contextualidad no convierte a las explicaciones adaptacionistas en meros relatos históricos. Muy posiblemente, la gran diversidad de procedimientos para enriquecerse hacen inviable una «teoría del enriquecimiento», sin embargo la diversidad de modos en que puede proceder la evolución hasta lograr la adaptación a un medio no es tan grande que no permita señalar a la selección natural como un modo central para conseguirlo, aun cuando la selección actuará sobre rasgos muy distintos en cada contexto. En todos ellos hay, después de todo, algo en común: ese rasgo (a diferencia de otros que pudieran estar correlacionados con él) aumenta la eficacia biológica de los organismos.

5
Críticas al darwinismo desde la religión

5.1. El debate con el creacionismo

Un buen modo de entender qué hace de la biología una ciencia de pleno derecho y qué distingue las explicaciones biológicas de otras explicaciones no científicas sobre el origen y propiedades de los organismos es analizar las circunstancias que han rodeado la ya larga disputa en los Estados Unidos entre evolucionistas y creacionistas.

El creacionismo, en el sentido actual del término, no designa la mera creencia en un Dios creador, ni siquiera en un Dios que crea directa o indirectamente a todos los seres vivos; es más bien la doctrina defendida por algunos fundamentalistas protestantes americanos (aunque empiezan a extenderse por otras religiones y países) según la cual el Génesis ha de tomarse, en lo que se refiere a la narración de la creación del mundo, como un texto con valor científico[52]. En particular, los creacionistas sostienen que el origen divino de todos los seres vivos es una verdad contrastada que contradice al darwinismo, el cual debe ser rechazado. Este rechazo no se basaría por tanto, en una creencia religiosa, sino en el propio *carácter científico* del creacionismo, de ahí que prefieran el apelativo de «ciencia de la creación» (cf. Grove 1989, pp. 157 y ss.). Su tesis central es, pues, que la verdad de la narración bíblica de la creación puede ser científicamente probada.

La teoría de que las especies son fijas o permanentes (fijismo), que no han cambiado a lo largo del tiempo, fue sostenida expresamente en 1686 por el botánico John Ray y en 1735 por Linneo, aunque la posición de éste es más compleja y terminó aceptando en una obra de 1755 una cierta mutabilidad de las especies. Con anterioridad muchos autores, como San Agustín, San Alberto Magno, Santo Tomás o Francis Bacon, aceptaron la posibilidad de transformación y de generación de nuevos «tipos» naturales y no se comprometieron con la tesis de que los

organismos actuales son los mismos que Dios creó. Por su parte, el creacionismo, como teoría con pretensiones de cientificidad, tiene una historia relativamente larga. En el siglo XIX lo defendieron científicos como Adam Sedgwick y Louis Agassiz, aunque con una mayor flexibilidad que los creacionistas actuales, pues admitían varías catástrofes repartidas en el tiempo, cosa que no aparece en la Biblia. Sedgwick, sin embargo, consideró después que las tesis biológicas y geológicas concretas con las que había intentado fundamentarlo habían quedado refutadas (cf. Kitcher 1982a, pp. 125-6).

Tras estos antecedentes, el mayor florecimiento y difusión del creacionismo en los Estados Unidos se alcanzó a partir de la publicación en 1961 del libro de Henry M. Morris y John C. Whitcomb Jr. *The Genesis Flood*. No obstante, con anterioridad a esa fecha, algunos fundamentalistas protestantes norteamericanos habían iniciado ya una campaña en contra de la teoría de la evolución, de la que el juicio de Scopes, que comentaremos a continuación, fue uno de sus hitos principales.

Para los creacionistas radicales recientes, todos los tipos generales de organismos vivos existen desde el momento de la creación, que tuvo lugar hace unos pocos miles de años, *y hay evidencia científica de que es así*. Algunos no niegan que la evolución pueda producir pequeños cambios dentro de las especies creadas (microevolución), e incluso que una especie pueda dividirse en dos especies emparentadas, pero no admiten que unos géneros o tipos (*kinds*) (aunque no está nada claro que entienden por «*kinds*» [cf. Kitcher 1982a, pp. 151-5]) puedan transformarse en otros (macroevolución).

Para explicar el registro fósil, que muestra que muchas de las especies que existieron en el pasado ya no existen, los creacionistas apelan al Diluvio Universal, el cual habría destruido casi todos los animales terrestres. Los fósiles serían precisamente la huella de aquella extinción masiva. Los creacionistas pretenden que la teoría del Diluvio puede explicar la ordenación del registro fósil: cada animal quedaría atrapado en los lugares donde solía vivir, los invertebrados en los fondos marinos, los peces en estratos menos profundos, los reptiles en capas superiores y finalmente los mamíferos y las aves (pocas) en las capas más superficiales. La

distribución estratigráfica de los fósiles no sería la prueba de ninguna sucesión evolutiva, sino un reflejo de los distintos hábitats ocupados por las distintas especies.

No hace falta mucha información para saber que esta explicación está llena de lagunas (nunca mejor dicho) y de falsedades, como cualquier libro de paleontología puede ayudar a confirmar. Por ejemplo, no es cierto que los fósiles de invertebrados marinos que habitan en los fondos marinos se encuentren sólo en los estratos inferiores. Ni tampoco todos los peces aparecen en los mismos estratos; los teleósteos (es decir, los peces modernos) no aparecen nunca en los estratos inferiores, pese a que algunos son abisales. Delfines y tiburones ocupan ambientes similares y, sin embargo, nunca se encuentran fósiles de delfines en estratos inferiores, pero sí se encuentran fósiles de tiburones. Por otra parte, ¿de dónde salieron las aguas del Diluvio y a dónde se retiraron? Según los creacionistas surgieron del vapor de agua atmosférico y del interior de la tierra y volvieron a ambos sitios, pero todo el proceso queda en el misterio (cf. Kitcher 1982a, pp. 127-134 y 2007, pp. 32 y ss.).

La historia de la polémica entre creacionistas y evolucionistas en los Estados Unidos puede seguirse muy bien a través de la historia de sus enfrentamientos ante los tribunales, en los que, por fortuna, han ganado hasta el momento los evolucionistas. De modo que lo mejor es que narremos brevemente esa historia.

En 1925 John T. Scopes, profesor de enseñanza secundaria en Dayton (Tennessee), fue llevado a juicio por haber enseñado en sus clases la teoría de la evolución, contraviniendo así la ley del Estado, promulgada ese mismo año por presión de los creacionistas, que prohibía la enseñanza en la escuela pública de cualquier teoría que negara la creación divina del hombre (ley Butler). El juicio fue pronto conocido como el «Juicio del mono». La película *Inherit the Wind* (1955)(21), dirigida por Stanley Kramer y protagonizada por Spencer Tracy y Gene Kelly, está basada en este juicio, si bien, y pese a recoger diálogos reales que tuvieron lugar durante el desarrollo del mismo, ofrece una imagen muy exacta de lo ocurrido. Scopes perdió el caso y fue condenado a pagar 100 dólares de multa, aunque la sentencia fue revocada por cuestiones técnicas. Los argumentos de la defensa fueron reconocidos como mejores y

pusieron contra las cuerdas a los acusadores, pero la sentencia significó una victoria moral de los fundamentalistas. Otros Estados promulgaron leyes similares a la ley Butler, y ésta no se revocó hasta 1967.

En 1965 se celebró en Arkansas un juicio similar contra la ley del Estado que prohibía la enseñanza de la evolución, promovido por la profesora de biología Susan Epperson. Finalmente dicha profesora ganó el caso en 1968, en una apelación al Tribunal Supremo de los Estados Unidos. Este juicio fue una victoria importante para los evolucionistas, porque el Tribunal Supremo declaró inconstitucional la ley de Arkansas denunciada por Epperson, que prohibía enseñar el evolucionismo en las escuelas públicas.

Como los fundamentalistas vieron perdida la batalla de prohibir mediante la ley la enseñanza de la teoría evolucionista, su estrategia siguiente consistió en intentar que se dedicara en las escuelas públicas el mismo tiempo a explicar la teoría de la evolución que el libro del Génesis, y que ambas visiones se presentaran como teorías en pie de igualdad. En 1975, sin embargo, la sentencia del caso *Daniel versus Waters* estableció que la enseñanza del creacionismo en las escuelas públicas iba contra el mandato constitucional de mantener la separación entre Iglesia y Estado. Fue entonces cuando, para eludir este mandato constitucional, el creacionismo intentó presentarse como una ciencia y adoptó el nombre de «ciencia de la creación» o «creacionismo científico». En 1981 un directivo del Creation Science Reseach Center, uno de sus centros de difusión, acudió a los tribunales de California alegando que el no conceder igual tiempo en las escuelas a la explicación bíblica del origen de la vida y a la explicación darwinista infringía la libertad religiosa de su hijo. El tribunal falló en su contra.

En diciembre de ese mismo año de 1981 comenzó en Arkansas un juicio (*McLean versus Arkansas*) que se ha hecho famoso porque en él se trataba de decidir si el creacionismo (bajo esa nueva denominación de *creation-science*) era una teoría científica y merecía el mismo trato en las escuelas que el darwinismo, o si por el contrario, era una teoría religiosa y no debía ser enseñada en las escuelas públicas, de acuerdo con el espíritu de la Constitución

norteamericana. El origen del caso estuvo en la promulgación en marzo de 1981 de una ley, firmada por el gobernador Frank White —según parece sin haberla leído—, por la que se exigía en el estado de Arkansas «un tratamiento equilibrado de la Ciencia de la Creación y de la Ciencia de la Evolución en las escuelas públicas». Los profesores que explicaran la teoría de la evolución en sus clases se veían obligados por dicha ley a tratar durante un tiempo similar —y considerándola como otra teoría rival y equiparable— la narración bíblica de la creación del mundo. Conviene saber que esta ley no es un caso aislado; en 1995 y 1996 cinco estados norteamericanos propusieron leyes en las que se exigía en las escuelas públicas una atención igual al creacionismo y a la teoría de la evolución. La ley de Arkansas fue recurrida por inconstitucional por el reverendo Bill McLean[53] y la Unión Americana de Libertades Civiles (ACLU), ya que iba en contra de la separación entre Iglesia y Estado.

El juez William R. Overton fue quien vio el caso. A lo largo del juicio citó a diversos expertos tanto en teología como en biología, entre ellos los paleontólogos Niles Eldredge y Stephen Jay Gould y el filósofo de la biología Michael Ruse, y tras oírlos a todos, falló en enero de 1982 a favor de los demandantes y en contra de la ley. En su famosa sentencia, influida ampliamente —según propia confesión— por el testimonio de Ruse, se explicaba, utilizando como recurso principal el criterio popperiano de demarcación, que el creacionismo no era una teoría científica, sino una creencia religiosa, porque apelaba a una intervención sobrenatural y, por tanto, su enseñanza en las escuelas públicas era anticonstitucional, dado que la Primera Enmienda establecía la separación entre la Iglesia y el Estado. En concreto, el juez Overton señalaba un conjunto de características que debía poseer una teoría científica, a saber:

1. Está guiada por la ley natural.
2. Ha de explicar haciendo referencia a la ley natural.
3. Es contrastable empíricamente.
4. Sus conclusiones son provisionales, no son necesariamente la última

palabra.

5. Es falsable.

En 1987, el propio Tribunal Supremo declaró inconstitucional la pretensión de que las escuelas públicas enseñaran en pie de igualdad la teoría de la evolución y las ideas de la «ciencia de la creación».

La sentencia del juez Overton, sin embargo, generó una intensa polémica filosófica. Para muchos filósofos de la ciencia, la decisión fue correcta y las razones también, pero para otros, las razones aducidas estaban equivocadas, por mucho que simpatizaran con la decisión.

En 1982, pocos meses después de que se dictara sentencia, Michael Ruse publicó un artículo en el que defendía punto por punto las razones por las cuales la sentencia declaraba el creacionismo como ajeno a la ciencia: invocación de sucesos y causas que van más allá de las leyes naturales, lo que le impide explicar los fenómenos mediante dichas leyes, incontrastabilidad empírica (e infalsabilidad) manifestada en la carencia de cualquier trabajo de tipo observacional o experimental llevado a cabo por creacionistas, consideración de la Biblia como una verdad literal y definitiva, y deshonestidad intelectual (Ruse 1982).

Sin embargo, en el número siguiente de la revista en que apareció el artículo de Ruse, Larry Laudan publicó otro en el que criticaba las razones dadas por el juez Overton. Según Laudan, no hay una lista simple de condiciones necesarias que permitan caracterizar a la ciencia y, desde luego, las dadas por el juez no eran muy buenas para hacerlo. Con respecto a (3) y (5), Laudan afirma en su artículo que el problema del creacionismo no es que no sea contrastable o falsable empíricamente, sino que muchas de sus tesis han sido contrastadas empíricamente con resultado de falsación, como que la Tierra tiene una edad de entre 6000 y 20 000 años, que los seres humanos tienen la misma antigüedad que los animales inferiores, y que el Diluvio Universal fue la causa de ciertas características geológicas. Tampoco (4) es una buena razón

para excluir al creacionismo de la ciencia, ya que no es cierto que el creacionismo no haya revisado algunas de sus afirmaciones. Basta con comparar las posiciones de los creacionistas actuales con las de los creacionistas del siglo XIX acerca del cambio producido en las especies. Y si en algunos puntos no parecen dispuestos a cambiar de opinión, no se diferencian en esto de lo que hacen también muchos científicos acerca de los aspectos centrales de sus teorías. Esta cerrazón mental es, en todo caso, una actitud que nada implica sobre la teoría que defiendan los que tengan dicha actitud. En cuanto a (1) y (2), son demasiado estrictas. Galileo y Newton, por ejemplo, aceptaron la existencia de fenómenos gravitacionales antes de poder explicarlos según leyes naturales, y Newton mismo aceptó que dichos fenómenos obedecían a una fuerza que actuaba a distancia sin poder dar una justificación de ello. Darwin aceptó la existencia de una selección natural medio siglo antes de que los genetistas redescubrieran y perfeccionaran las leyes mendelianas de la herencia [54] .

Con independencia de lo filosóficamente acertada que estuviera la sentencia hay razones de sobra para justificar la decisión del juez. Muy en particular, debe saberse que los argumentos creacionistas más usuales en contra de la teoría de la evolución son falaces, erróneos o manifiestan una clara incomprensión de la teoría. Éstos son los más repetidos:

- La evolución cifra el origen de la complejidad en el mero azar, y la probabilidad de que sistemas tan complejos como los seres vivos surjan por azar es infinitesimal.
- La evolución viola el segundo principio de la termodinámica.
- La selección natural no tiene poder creativo, sólo puede eliminar individuos inadaptados. No puede generar novedades y mucho menos dar lugar a nuevas especies.
- Las mutaciones son siempre

dañinas. Nunca añaden información útil o beneficiosa.

- No existen en el registro fósil formas transicionales entre unas especies y otras.
- Hay una diferencia abismal entre el hombre y los simios [55].
- Un rasgo en un estado evolutivo inicial no puede tener valor adaptativo.
- Nadie ha podido crear vida en el laboratorio.

La primera objeción ya ha sido contestada en páginas anteriores: no es verdad que el darwinismo ponga el origen de la complejidad en el mero azar —la selección natural no actúa al azar—. Los creacionistas confunden la afirmación del carácter aleatorio de las variaciones sobre las que actúa la selección natural con la idea errónea de que en la evolución todo es producto del azar. Qué variaciones tienen éxito y se transmiten a las siguientes generaciones no es cuestión de azar. Por puro azar es sumamente improbable que pueda surgir un rasgo complejo, pero lo que la teoría sostiene no es eso. La teoría exige la combinación de variación aleatoria, selección y herencia o retención de las variaciones más ventajosas. Es esta combinación, en una labor acumulativa continuada en el tiempo, la que produce las adaptaciones.

La segunda objeción es uno de los argumentos favoritos que emplean para rechazar la teoría de la evolución los que quieren dar una apariencia de sólidos conocimientos científicos: supuestamente la evolución iría en contra del segundo principio de la termodinámica, nada menos. Según dicho principio (en una de sus posibles formulaciones) en un sistema cerrado el desorden tiende a aumentar. Sin embargo, para los creacionistas, el darwinismo nos dice que el orden y la complejidad pueden surgir a partir de meras variaciones al azar en organismos más simples, y esto es algo prohibido por el citado principio. El segundo principio establece un aumento de la entropía en el Universo mientras que la evolución de

la vida implicaría una disminución de la entropía que, como tal, no puede surgir espontáneamente. La respuesta a esta objeción es simple. Dejando de lado la cuestión del azar, que acabamos de aclarar, los creacionistas olvidan un pequeño detalle. El segundo principio de la termodinámica se aplica sólo a *sistemas cerrados o aislados*, es decir, a sistemas que no intercambian energía con el entorno, y es obvio que los seres vivos no lo son. El error, por tanto, es de ellos al aplicar el segundo principio a los seres vivos como tales. Su orden, su baja entropía, no surge espontáneamente, sino que se origina y se mantiene precisamente a costa de tomar materia y energía del entorno. Son, pues, *sistemas abiertos*[56]. Si la evolución genera orden, y, por tanto, disminuye la entropía en los seres vivos, lo hace gastando recursos materiales y energéticos obtenidos del entorno.

La objeción tercera no es en realidad una objeción relevante contra la teoría de la evolución, como piensan los creacionistas, si bien es cierto que en un principio Charles Lyell y otros biólogos la presentaron como una crítica a las ideas de Darwin (cf. Gould 2004, p. 165). Algunos biólogos evolucionistas y filósofos de la biología defienden en la actualidad el carácter meramente negativo de la selección natural, sin que ello les lleve a rechazar la teoría de la evolución ni mucho menos. Elliott Sober (1984, cap. 5), en especial, ha defendido que la selección natural no puede generar novedad alguna, porque consiste únicamente en la preservación de variaciones favorables preexistentes y en la eliminación de las desfavorables, pero no crea nuevas variaciones; carece, por decirlo así de «fuerza creativa». La selección natural no explicaría entonces por qué los organismos que existen poseen las adaptaciones que poseen, sino por qué los organismos que existen son los que poseen esas adaptaciones, o dicho de otro modo, por qué las poblaciones contienen individuos con ciertos rasgos adaptativos, o por qué los individuos con ciertos rasgos adaptativos son prevalentes en las poblaciones.

Como vimos en relación con los estudios realizados dentro de evo-devo, para que la teoría de Darwin sea correcta, y no digamos ya para sostener la mera existencia de una evolución de las especies biológicas, no hace falta que la novedad evolutiva venga generada

por la selección natural, asumiendo ésta un papel creador. Por mucho que los creacionistas consideren esto sumamente inverosímil, la novedad puede deberse a los diversos procesos que generan variación en las poblaciones y que sólo en los últimos años empezamos a conocer en toda su profundidad, en especial en lo que se refiere a su capacidad para originar cambios importantes en los organismos mediante la modificación de la regulación de los procesos de desarrollo. Muy bien podría ocurrir que, como sostienen muchos biólogos del desarrollo, la selección natural no tenga un papel especialmente relevante en el origen de las novedades evolutivas; que sean las mutaciones en las secuencias reguladoras de la «caja de herramientas genéticas» (genes controladores del desarrollo) las responsables de esas novedades. Esto no invalida, hay que repetirlo, la teoría de la evolución por selección natural, simplemente cualifica el papel de la selección. No obstante, la visión de la selección natural como una fuerza meramente negativa no es una posición que sea aceptada sin discusión por los biólogos y los filósofos. Todo lo contrario, ya hace tiempo que el biólogo evolucionista Francisco J. Ayala proporcionó una respuesta a los que pensaban que la selección natural carecía de capacidad creativa:

> La selección natural actúa de ese modo, pero es mucho más que un proceso puramente negativo, puesto que es capaz de generar novedad incrementando la probabilidad de combinaciones genéticas que de otro modo serían extremadamente improbables. La selección natural es creativa de alguna forma. (Ayala 1970, p. 5).

Y en otro lugar es algo más explícito:

> A veces se tiene la idea de que la selección natural es un proceso puramente negativo, la eliminación de mutaciones perjudiciales. Pero la selección natural es mucho más que eso, pues es capaz de generar novedad al incrementar la probabilidad de combinaciones genéticas que de otro modo serían extremadamente improbables. La selección natural es pues un proceso creativo. No «crea» las entidades componentes sobre las cuales opera (las mutaciones

genéticas), pero produce combinaciones adaptativas que no podrían haber existido de otro modo. (Ayala 2007, p. 70).

Aunque Ayala utiliza aquí un lenguaje que parece presuponer que la selección es una fuerza, su respuesta vale también si la consideramos como un resultado. Ciertas combinaciones genéticas productos de la reproducción diferencial y que de otro modo serían extremadamente improbables hacen surgir genotipos y fenotipos nuevos (teniendo en cuenta especialmente cómo la influencia de unos genes sobre otros puede dar lugar a resultados muy distintos) que no se habrían formado en otras circunstancias (cf. Neander 1988 y 1995, Martínez 2007, Martínez y Moya 2009). De este modo, la selección natural no se limita a hacer que en las generaciones posteriores un rasgo adaptativo esté más extendido que en las anteriores. Al actuar sobre las nuevas combinaciones genotípicas produce —y ahí está la clave del asunto— un efecto *acumulativo*. Genera condiciones nuevas sobre las que vuelve a actuar, facilitando así la aparición de rasgos que sólo pueden surgir a partir de las combinaciones obtenidas tras esta acción iterativa[57].

En cuanto al carácter dañino de las mutaciones, hay que recordar con Kimura y los demás proponentes de la teoría neutralista de la evolución molecular, que la gran mayoría de ellas son neutrales en lo que se refiere a sus efectos sobre el fenotipo. Pero la prueba evidente de que se producen mutaciones beneficiosas en un determinado ambiente, aunque sea en una proporción mucho menor que las dañinas, es que debido a mutaciones aleatorias las bacterias han conseguido su resistencia a los antibióticos y los insectos a los plaguicidas. También es una mutación genética la que proporciona resistencia a la malaria a los seres humanos que la poseen y, por ello esa mutación se mantiene en entornos donde la malaria es endémica, a pesar de que, en homocigosis, el alelo mutante produce una anemia severa. Del mismo modo, la resistencia al sida parece estar estrechamente ligada a ciertas mutaciones genéticas más comunes en algunas poblaciones humanas que en otras.

La objeción de que en el registro fósil no existen formas transicionales entre unas especies y otras ya hemos visto también

que es falsa. Hay numerosos fósiles de organismos, como *Archaeopteryx*, que presentan rasgos suficientes para considerarlos como buenos candidatos a dichas formas transicionales. Sólo que los creacionistas se niegan sistemáticamente a aceptarlos como tales. Para ellos, *Archaeopteryx* no era una forma intermedia entre reptiles y aves, sino un ave hecha y derecha, puesto que tenía plumas y volaba (la posesión de dientes y de cola larga, les parece un detalle menor). En el registro fósil de la filogenia humana hacen lo mismo: *Australopithecus* era un mono, mientras que el hombre de Neandertal era un ser humano como nosotros. Esta clasificación peculiar no obedece a ningún criterio científico al uso entre los taxónomos, sino a sus apreciaciones subjetivas sobre un mayor o menor parecido con la especie a la que quieran adscribir el fósil en cuestión.

Negarse a aceptar formas transicionales entre el resto de los primates y el ser humano es para los creacionistas, como resulta obvio, una cuestión prioritaria. De hecho, la negación del origen evolutivo del ser humano es la razón principal de su hostilidad contra la teoría de la evolución. Pero los argumentos para mantener este «abismo ontológico» entre los humanos y el resto de los primates son cada vez más insostenibles a la luz de los descubrimientos paleontológicos y de los avances en primatología. La evidencia fósil de nuestro linaje evolutivo es bastante completa y, con algunas discrepancias puntuales, es asumida por todos los paleontólogos. A ella habría que añadir la evidencia proporcionada por la biología molecular en lo que se refiere a las similitudes de nuestro genoma con el genoma del chimpancé.

Todos estos datos nos llevan a la conclusión de que el antepasado común de seres humanos y chimpancés vivió hace unos seis millones de años, momento a partir del cual nuestros linajes se separaron. Por otro lado, los estudios realizados en las últimas décadas sobre cognición en primates están mostrando que, incluso en lo que parecía más exclusivamente humano, la posesión de una mente sofisticada, la cercanía es mucho mayor de lo que se había creído hasta el momento. Es cierto que ningún simio es capaz de pintar como lo hizo el hombre en Altamira, pero tampoco el propio ser humano fue capaz de hacerlo durante las tres cuartas partes de su historia como especie. ¿Era entonces durante ese periodo un

simio?

La objeción de la inutilidad de los rasgos adaptativos en su fase inicial ha sido también muy popular. Un ojo incompleto no permite ver; sólo un ojo acabado y completo es funcional. Un ala incipiente es inútil para el vuelo. ¿Cómo pudo la selección natural favorecer la aparición gradual de las alas si sólo un ala bien desarrollada permite el vuelo y, por tanto, proporciona una ventaja adaptativa? O se tiene un ala completa o no se vuela. La respuesta a esta objeción ha sido igualmente repetida pero, a lo que parece, sin demasiado efecto en algunos. Un ojo incipiente (un grupo de células fotosensibles) no permite ver una pequeña presa a decenas de metros de distancia, pero permite discriminar entre una zona iluminada y otra que no lo está, y esto, pese a ser una capacidad aparentemente humilde, significa una gran ventaja adaptativa para muchos organismos en determinados ambientes. Les permite distinguir, por ejemplo, entre «dentro del agujero» y «fuera del agujero», lo cual no es poco para un gusano. Un ala incipiente no sirve para volar, es cierto. Pero un rasgo pudo haberse desarrollado con una función adaptativa determinada y luego haber asumido otra aún más ventajosa. Es lo que se conoce como «exaptación» (ver glosario). El ala incipiente pudo muy bien haber tenido una función en la regulación de la temperatura corporal, o cualquier otra. Esto no se sabe con seguridad. Pero lo importante es que a partir de cierto momento la presión selectiva(22) sobre ella cambió para cumplir la función de volar(23). La evolución hace bricolaje y no tiene más remedio que aprovechar las estructuras que ya se encuentra hechas previamente.

Finalmente, no es legítimo utilizar como argumento contra la teoría de la evolución el hecho de que no se haya podido crear vida en el laboratorio. Aunque nunca consiguiera hacerse tal cosa, eso no debilitaría ningún punto de la teoría. La teoría de la evolución no es una receta para crear vida, ni se compromete expresamente con alguna tesis concreta acerca del modo en que pudo surgir la vida en este planeta. En el segundo capítulo expusimos varias teorías al respecto, y todas ellas encajan igualmente bien con la teoría. De lo que la teoría de la evolución habla es del modo en que la vida —una vez que hay— evoluciona. Aunque hay autores que sostienen que los mismos principios del darwinismo podrían aplicarse a las

moléculas para explicar de este modo, mediante una evolución molecular, el origen de la vida; esto es una extensión de la teoría cuyo éxito o fracaso no afecta al núcleo de la misma.

Podemos —en suma— concluir que el creacionismo no sólo no presenta objeciones serias contra la teoría de la evolución, sino que sus explicaciones de los datos paleontológicos son implausibles (como su explicación del orden del registro fósil), injustificadas (como su explicación de la distribución geográfica de todos los animales terrestres desde el monte Ararat, en el que se posó el Arca —la única fuente para afirmar esto es la Biblia—), *ad hoc* (como su explicación de los patrones de similitud bioquímica entre especies, que atribuyen a la semejanza morfológica), y en ocasiones sencillamente falsas a la luz de la evidencia disponible (como su explicación de los diversos rasgos de los organismos en función de un diseño eficiente cuando resulta evidente la existencia de casos de mal diseño en la naturaleza: el pulgar del panda, el sistema digestivo de herbívoros, la coprofagia en los conejos, el enlazamiento de las vías urinarias y reproductivas en algunos mamíferos, la situación de los vasos sanguíneos delante de las células fotosensibles en los ojos de los mamíferos, las rodillas en los seres humanos, el ADN basura en los eucariotas, etc.) (cf. Kitcher 1982a, pp. 138-143 y 2007, p. 57).

5.2. El Diseño Inteligente toma el relevo

A partir del comienzo de la década de los 90, la antorcha del antievolucionismo en las escuelas públicas y en los ámbitos académicos ha sido tomada por un movimiento que, de nuevo, pretende ser completamente científico y no atenido a una revelación religiosa, aunque esto dista mucho de ser cierto. De hecho, tomó carta de naturaleza como consecuencia de la prohibición de enseñar la «ciencia de la creación» en las escuelas públicas norteamericanas, y de ahí que públicamente intentara desde el principio marcar distancias con el creacionismo. Se trata del denominado «Diseño Inteligente» (*Intelligent Design*). La idea que hay detrás de este movimiento es que los datos puramente científicos recogidos por el registro fósil presentan las trazas innegables de un «diseño inteligente» en los seres vivos. Sus

defensores sostienen que el estudio científico de la vida tomando como punto de partida esta idea del diseño inteligente puede explicar fenómenos que resultan imposibles de entender desde un estricto darwinismo, es decir, acudiendo en exclusiva a la selección natural.

Uno de sus máximos exponentes, el bioquímico Michael Behe, en su libro *La caja negra de Darwin*, de 1996, ha centrado la discusión en algunos ejemplos bien escogidos y novedosos (el ejemplo del ojo, por lo que parece, ya estaba para entonces bastante agotado). Ha argumentado que sistemas tan complejos como el sistema rotor de los flagelos de las bacterias o los mecanismos bioquímicos que controlan la coagulación de la sangre no pueden haber surgido por variación al azar y selección natural, porque son sistemas que sólo cumplen su función cuando están completos, no en fases previas o parciales. Estos sistemas poseerían lo que Behe llama «complejidad irreductible». Un sistema es irreductiblemente complejo si la carencia de una de sus partes hace que sea irrecuperable la función básica del sistema. Un ciclo metabólico, por ejemplo, sólo cumple su función si está completo. Si faltara una de las enzimas necesarias para completar el ciclo, o si cambiara debido a una mutación genética, el ciclo dejaría de funcionar y el organismo moriría. Si tales sistemas no pueden surgir por azar y selección natural —argumenta Behe—, dado que formas más simples o primitivas de dichos sistemas no serían funcionales, han de ser entonces el producto de un diseño. Un diseño que, como es obvio, aunque los defensores de estas tesis no quieran ser muy explícitos sobre ello, exige un Diseñador sobrenatural [58] .

El argumento de Behe se basa, pues, en considerar casos concretos en los que no hay una explicación evolucionista satisfactoria, al menos por el momento, para concluir que, dado que son sistemas de «complejidad irreductible», nunca podrá haberla y que, por tanto, si la evolución por selección natural no da cuenta de rasgos fundamentales de los seres vivos, es necesaria la apelación a un Diseñador que, de una forma que tampoco se aclara explícitamente, suple lo que la selección natural no puede hacer. En este argumento se pueden señalar al menos dos deficiencias (cf. Kitcher 2007). La primera es concluir que nunca podrá haber una explicación evolucionista satisfactoria de los sistemas con

«complejidad irreductible». La única justificación que se da para ello es que, precisamente, la complejidad de esos sistemas es «irreductible», que ninguna estructura parcial o más simple puede ser funcional (Behe no contempla en un principio la posibilidad de que esas formas precedentes hubieran sido útiles para una función adaptativa distinta). Pero esto prejuzga la cuestión. Precisamente lo que el evolucionista niega es que exista tal complejidad irreductible. Tal como Behe lo usa, «complejidad irreductible» no es más que un tecnicismo para decir «inexplicable mediante selección natural», por lo tanto no puede ser utilizado como una razón para sustentar precisamente la imposibilidad de encontrar una explicación evolucionista de ciertos rasgos fenotípicos adaptativos. En segundo lugar, aun cuando el argumento probara que la selección natural no puede por principio explicar la posesión de tales rasgos complejos, de ahí no se sigue que tenga que haber un diseño planeado y realizado por una Inteligencia Diseñadora. Hay otras alternativas explicativas sin salirse del naturalismo científico y, si éstas tampoco fueran suficientes, habría que buscar otras causas naturales; pero saltar directamente a causas sobrenaturales cuando no se tiene una explicación satisfactoria es sencillamente salirse de la ciencia.

Desde sus comienzos en el siglo XVII, la ciencia moderna se constituyó como una empresa intelectual en la que quedaba metodológicamente excluida la apelación a causas o entidades sobrenaturales. Explicar algún fenómeno a partir de este tipo de causas no es algo necesariamente incompatible con la ciencia, pero tampoco es una tarea que pueda pretender una acogida dentro de ella. Los partidarios del Diseño Inteligente piensan que esto es un prejuicio metodológico injustificado, ya que si alguna vez se descubriera que estas causas sobrenaturales existen, la ciencia debería admitirlas; y por supuesto ellos creen que han probado su existencia. Sin embargo, la exclusión de causas sobrenaturales no es un prejuicio metodológico o epistemológico sino una característica definitoria de la propia ciencia. Si alguna vez se admitieran explicaciones que apelaran a estas causas, ya no se estaría haciendo ciencia, sino otra cosa distinta, por respetable que fuera. La exclusión metodológica de lo sobrenatural no se basa en ninguna verdad probada científicamente, como se suele señalar desde las filas del Diseño Inteligente, pero tampoco tiene por qué hacerlo. Es

un precepto que establece las reglas de este juego. Un precepto no tiene por qué probarse. Se acepta o no se acepta. Nada obliga a aceptar el naturalismo metodológico; sólo que no hacerlo significa autoexcluirse de la comunidad científica.

Pero resulta además que ha sido suficientemente mostrado en la literatura científica que los ejemplos principales que cita Behe en su libro de sistemas irreductiblemente complejos, a saber, el flagelo bacteriano, la cascada química de la coagulación de la sangre y el sistema inmunológico, no son tales. Partes del flagelo han preexistido al sistema en el que están, cumpliendo entonces funciones distintas. Hay diez proteínas situadas en la base del flagelo que son similares a un tipo de poro activo de membrana conocido como Sistema Secretor Tipo III. Mediante este poro las bacterias inyectan proteínas en las células del organismo infectado. De las 22 proteínas que componen el flagelo de *Salmonella*, 20 son homologas de proteínas que forman parte de otros sistemas. En cuanto a la cascada química de coagulación de la sangre, se ha comprobado que puede seguir funcionando sin algunas de sus partes. Por ejemplo, la sangre aún se coagula si falta el factor XII, como sucede en los delfines; y hay un cierto tipo de pez, *Fugu rubripes*, que carece de tres partes completas de esta cascada y su sangre se coagula sin problemas. Finalmente, los mecanismos propios del sistema inmunológico de los vertebrados cuentan con ciertos precursores en los invertebrados y casi siempre están basados en el mismo tipo de moléculas (cf. Claramonte 2009a).

Los partidarios del Diseño Inteligente son, todo hay que decirlo, más sofisticados que los creacionistas. Algunos tienen una sólida formación científica, como es el caso de Behe, y no creen que el Génesis sea una descripción literal del origen de la vida y de nuestro planeta. Admiten, aunque prefieren dejar el asunto en la indefinición, que la Tierra pueda tener una existencia de varios miles de millones de años y que ha experimentado profundos cambios. Admiten incluso que las especies han cambiado con el tiempo y que unas pueden haber surgido de otras. Pero consideran que detrás de este proceso tiene que haber un Diseñador que lo conduzca ya que la selección natural es insuficiente para explicarlo.

El último episodio importante ligado a este movimiento tuvo lugar en la ciudad norteamericana de Harrisburg, en Pensilvania.

El 26 de septiembre de 2005 comenzó allí un juicio en el que se vio la denuncia efectuada por once padres de alumnos y por la American Civil Liberties Union contra la Junta Escolar del Distrito de Dover por promover que el Diseño Inteligente se presentara en las escuelas públicas de su ciudad como una alternativa científica al evolucionismo y en pie de igualdad con él. En concreto, la pretensión de la Junta Escolar era que a los alumnos de 14 y 15 años se les dijera que la teoría de Darwin, como tal teoría, «no era un hecho» y que adolecía de lagunas, tras lo cual se les debía señalar como alternativa las tesis del «Diseño Inteligente [59] ». Algo parecido se había ya intentado en otros estados norteamericanos, como Ohio, y en 1999 la Junta Escolar de Kansas consiguió eliminar la teoría de la evolución del currículum académico de los estudiantes de secundaria.

En el mencionado juicio declararon de nuevo expertos de diversos campos científicos y de las humanidades. Especialmente polémica fue la declaración del destacado sociólogo de la ciencia Steve Fuller, que se manifestó partidario de la enseñanza del Diseño Inteligente, con el argumento de que era una teoría defendida por científicos reconocidos tanto en el presente como en el pasado (Newton, Linneo, Mendel) y, según su criterio, podría favorecer la formulación de nuevas hipótesis científicas y el consiguiente progreso en la ciencia, como hizo en otros momentos históricos. Mantener el naturalismo a toda costa en la ciencia era, por tanto, una muestra de dogmatismo. Esa declaración le costó numerosas críticas por parte de científicos y filósofos en diversos foros de Internet y en ulteriores publicaciones. Las declaraciones en el juicio dejaron ver que las cosas no habían cambiado mucho desde el juicio de Arkansas, excepto que en esta ocasión los antievolucionistas se presentaban con argumentos más sutiles que no apelaban ya a una lectura literal de la Biblia y que habían conseguido reclutar para su causa a algunos científicos y sociólogos. La sentencia fue dictada por el juez John E. Jones III el 20 de diciembre de ese mismo año. En ella se afirmaba que el Diseño Inteligente no era ciencia, sino una versión actualizada y reformulada de las viejas tesis creacionistas contra el darwinismo. Sus antecedentes eran, pues, religiosos y ello hacía que su enseñanza en las escuelas públicas fuera contra la constitución de los Estados Unidos.

La sentencia daba tres razones para sostener esto: «(1) El Diseño Inteligente viola reglas fundamentales y centenarias de la ciencia al invocar y permitir la causación sobrenatural; (2) el argumento de la complejidad irreductible, central para el Diseño Inteligente, usa el mismo dualismo defectuoso e ilógico que condenó a la ciencia de la creación en la década de 1980; y (3) los ataques negativos del Diseño Inteligente a la evolución han sido refutados por la comunidad científica» (p. 64 de la sentencia).

El juez, por tanto, dio la razón a los padres que denunciaron a la Junta Escolar del distrito de Dover, la cual, por cierto, recibió duros comentarios en la sentencia. Asimismo, desestimó la declaración de Fuller con un sensato contraargumento: incluso aunque Fuller tuviera razón en que el Diseño Inteligente implica un concepto de ciencia más fructífero que el actualmente vigente, los alumnos del distrito de Dover no podían ser educados en este supuesto concepto de ciencia diferente del que sustenta la comunidad científica. Ha sido la primera gran derrota del Diseño Inteligente en los tribunales, y ha sentado un precedente esperanzador. El intento del creacionismo de vestirse con ropajes menos llamativos había fracasado. Los miembros de la Junta Escolar de Dover que votaron a favor de incluir la mencionada referencia al Diseño Inteligente en las clases no fueron reelegidos en la votación para dicha Junta celebrada en diciembre de 2005. La nueva Junta electa no anunció tras el juicio que tuviera intención de recurrir la sentencia.

Desde un punto de vista filosófico, además, la sentencia del juez John E. Jones es más sólida que la del juez Overton. No se rechaza en ella la enseñanza del Diseño Inteligente en las escuelas públicas norteamericanas por presentar rasgos pseudocientíficos, determinados a partir de una discutible caracterización de la ciencia, sino por ser una modalidad refinada del creacionismo, y por tanto, de una doctrina religiosa, y por presentar ideas que han sido refutadas por la comunidad científica y que, por tanto, hay que considerar como falsas. Precisamente ésta última es para algunos, entre los que me encuentro, la mejor respuesta al desafío de los partidarios del Diseño Inteligente. Como señala Philip Kitcher (2007, p. 8), el Diseño Inteligente es «“ciencia muerta”, una doctrina que una vez tuvo su oportunidad en la investigación y la discusión científica, pero que ha sido correctamente descartada. —Y

añade (p. 13)—: Si algún grupo extrañamente motivado hiciera campaña a favor de la enseñanza de la alquimia junto con la química moderna, o la teoría de que el calor es un “fluido sutil” en conjunción con la termodinámica, la respuesta correcta no sería declarar que estas doctrinas son intrínsecamente religiosas, o que son pseudociencias. En lugar de eso, deberíamos explicar que, aunque una vez figuraron en la ciencia y fueron desarrolladas por personas eruditas, hemos descubierto desde entonces que son incorrectas, y que, si hubieran de estar en el currículum, debería ser en un curso de historia de la ciencia, no en la clase de física o química».

Desgraciadamente, pese a estas reiteradas derrotas judiciales ante tribunales de los Estados Unidos y a la viva reacción de muchos científicos en todo el mundo en contra de estas ideas antievolucionistas carentes de validez científica, la popularidad de las mismas, no sólo en la versión del Diseño Inteligente sino en la del creacionismo más ramplón, se va afianzando en amplios sectores de la sociedad norteamericana y su influencia se va extendiendo lentamente por diversos países. Incluso ha comenzado a salir del ámbito del protestantismo ultraconservador. No es infrecuente encontrar adaptaciones de dichas tesis a otras religiones realizadas en los últimos años (cf. Numbers 2009). De ahí que una de las tareas —y no la menor— de la filosofía de la biología sea la de denunciar permanentemente la falsedad de las mismas, ateniéndose a la acumulación de evidencias empíricas contrarias, así como las falacias contenidas en las críticas al evolucionismo en las que pretenden fundamentarse.

6
La posibilidad de leyes científicas en biología

6.1. La tesis de la contingencia evolutiva y la negación de la existencia de leyes en biología

¿Existen leyes en la biología, tal como existen —según se admite comúnmente— en la física y en la química? Ésta es una cuestión que ha hecho correr bastante tinta entre los filósofos de la biología. Son muchos los que han puesto en duda que en la biología y particularmente en la biología evolucionista existan verdaderas leyes científicas, marcando esta peculiaridad una de las diferencias principales de la biología frente a la física y a la química. Un motivo usual que se aduce para justificar esta negación es el de la complejidad de los fenómenos biológicos, que, al igual que sucede con los fenómenos sociales, no permitiría establecer —según se dice— más que ciertas tendencias sujetas a múltiples excepciones. En comparación con ellos, los fenómenos físicos tendrían un comportamiento lo suficientemente simple como para permitir el establecimiento de leyes que predicarían sin limitaciones espaciotemporales y que se cumplirían sin excepciones. Por otra parte, los fenómenos biológicos están sometidos a un proceso evolutivo que marca diferencias y cambios en ellos que imposibilitarían generalizaciones intemporales sobre su despliegue. Más en particular, la razón principal de la carencia de leyes en biología sería el carácter único y singular de los fenómenos biológicos, es decir, su irrepetibilidad. Esto último impediría que las generalizaciones realizadas sobre ellos fueran universalmente irrestrictas, carentes de limitaciones espaciotemporales, lo cual se considera habitualmente como un requisito indispensable de las leyes científicas. En esta línea, el filósofo australiano J. J. C. Smart rechazaba hace unas décadas la existencia de leyes en biología debido a que sus generalizaciones están circunscritas al planeta Tierra, lo cual le llevaba a considerar la biología como una disciplina técnica más que propiamente científica. Entre otras cosas

decía:

> Las explicaciones en la teoría de la evolución utilizan generalizaciones, pero éstas son generalizaciones de historia natural más que leyes de la naturaleza. Por ejemplo, el que todas las polillas (o una cierta proporción de ellas) de una determinada localidad y en un determinado periodo de la historia porten un gen recesivo de melanismo ha de clasificarse con toda certeza como un trozo de historia natural y no como una ley de la naturaleza. [...] De modo semejante, el historiador político o social utiliza generalizaciones (a menudo bastante falsas) acerca de ciertos tipos de seres humanos. Desde un punto de vista lógico la denominada «teoría» de la evolución no es teoría, en el sentido de un conjunto bien articulado de leyes de la naturaleza, sino historia. (Smart 1975, p. 85)

Más recientemente se ha añadido el argumento de que, dado que las especies son consideradas hoy por muchos biólogos y filósofos como individuos, no puede haber leyes sobre ellas (cf. Van der Steen y Kamminga 1991). Sobre esta cuestión volveremos en el capítulo dedicado al concepto de especie.

La idea de que no existen leyes en biología, al menos en lo que al ámbito de la evolución se refiere, fue defendida de forma notoria por Popper. Éste fue el origen de todos sus problemas con la teoría de la evolución. Como es bien sabido, en *La miseria del historicismo* y en *La sociedad abierta y sus enemigos* Popper realiza una crítica de lo que él entiende por historicismo, es decir, la tesis de que existen leyes o tendencias de la historia que posibilitan la predicción histórica. Culpa al historicismo de haber alimentado a las ideologías políticas totalitarias que tanto daño causaron a lo largo del pasado siglo, el fascismo y el comunismo. En su autobiografía Popper caracteriza ambas obras, publicadas entre 1944 y 1945, como su «contribución a la guerra».

Popper recelaba del apoyo que cierto tipo de historicismo de corte naturalista podía encontrar en la idea de que la historia evolutiva de la vida en la Tierra sigue leyes naturales. Si la evolución de los seres vivos obedece a leyes —aduciría este historicismo— ¿no podría hacerlo también la evolución de la

sociedad? De hecho, Popper consideraba que el auge del historicismo era una manifestación más del auge del evolucionismo. Sin embargo, resulta llamativo que su argumento principal contra la existencia de leyes históricas y sociales no vale contra la existencia de leyes de la evolución biológica. Este argumento, tal como lo expone en el prólogo (de 1957) a la edición en forma de libro de *La miseria del historicismo*, puede resumirse del siguiente modo: la historia humana depende de forma fundamental del nivel alcanzado en cada momento en los conocimientos; ahora bien, los conocimientos futuros son impredecibles, porque si los pudiéramos predecir ya los tendríamos; por tanto, la historia humana es impredecible. Obviamente, esto no es aplicable a la historia de la vida en la Tierra. Su presunta impredictibilidad no puede estar causada por la influencia que el estado de los conocimientos humanos haya ejercido sobre su desarrollo, ya que dicha influencia es muy reciente.

La razón que da Popper para rechazar la existencia de leyes de la evolución biológica es otra. La evolución de los seres vivos en la Tierra es un hecho histórico singular, un proceso único, como lo es la llegada al poder de Napoleón o la decadencia y caída del Imperio Romano, y no puede haber leyes sobre lo que es irrepetible. Posteriormente Popper precisa más: no puede haber ninguna ley que determine *la dirección y el carácter* de la evolución como acontecimiento histórico (Popper 1963/2002, p. 458). Lo que niega es, pues, la existencia de alguna ley de sucesión en el proceso evolutivo, análoga a las leyes de sucesión que algunos historicistas (según el criterio de Popper), como Comte, formularon acerca del desarrollo sociohistórico **[60]**.

Con estas afirmaciones Popper está dejando entender que el darwinismo formaría parte más bien de una ciencia histórica que de una ciencia teórica. Ésta es una distinción que hace casi al final de *La miseria del historicismo*. Mientras que las ciencias teóricas intentan establecer mediante la experimentación leyes universales, las ciencias históricas estarían interesadas en la explicación (mediante leyes auxiliares tomadas de las ciencias teóricas o del sentido común) de acontecimientos singulares **[61]**.

Es importante destacar que Popper admite que las hipótesis que puedan formularse para explicar acontecimientos singulares son

sometibles a experimentación. Con la ayuda de otras hipótesis singulares y de leyes auxiliares cabe hacer retrodicciones sobre acontecimientos del pasado que luego pueden confrontarse empíricamente. Las hipótesis históricas sobre acontecimientos singulares son, pues, susceptibles de contrastación empírica y, en tal sentido, son perfectamente científicas. El error de los evolucionistas, igual que el de los historicistas, está, según su opinión, en querer convertir lo que es una ciencia histórica en una ciencia teórica; en pretender por tanto encontrar leyes donde no las hay. En una carta de 1980 al *New Scientist*, Popper vuelve a subrayar el carácter empíricamente contrastable de las hipótesis propias de las ciencias históricas, entre las que incluye la *historia de la evolución*:

> Parece como si algunas personas pensaran que las ciencias históricas son incontrastables porque describen eventos únicos. Sin embargo, frecuentemente la descripción de eventos únicos puede ser contrastada derivando de ellos predicciones o retrodicciones contrastables. (Popper 1980, p. 611)

En este punto podría argüirse que Popper confunde la evolución como hecho histórico y los mecanismos de la evolución que gobiernan los procesos que dan lugar a ese hecho histórico (cf. Dobzhansky *et al.* 1993, pp. 483-4). Puede que el orden concreto en que se ha producido la ramificación del árbol filogenético sea un hecho contingente y singular, pero eso no quita para que puedan existir leyes acerca de los mecanismos que desencadenan la evolución: leyes de la herencia y difusión de los rasgos genotípicos, leyes de la selección diferencial de unos rasgos frente a otros, etc.

No obstante, esta crítica, si se dirige contra Popper, encierra una buena dosis de injusticia (cf. Stamos 1996, p. 188). Popper reconoce expresamente en *La miseria del historicismo* que la evolución de los seres vivos (igual que la evolución de la sociedad humana) se produce de acuerdo con leyes causales, y cita las leyes de la física y de la química, las leyes de la herencia y de la segregación y hasta la selección natural. Es, pues, consciente de la distinción entre el hecho singular de la historia filogenética y los mecanismos y procesos que la gobiernan. Y no niega que éstos obedezcan a ciertas leyes causales no evolutivas. Como dijimos antes, lo que Popper

rechaza es que haya una ley de la evolución que conecte entre sí todos los acontecimientos concretos de la historia filogenética en un orden necesario y que permita, por tanto, predecir los siguientes miembros de la serie evolutiva[62]. Esta afirmación puede ser calificada quizás de trivial (aunque no lo es tanto), pero no se debe atribuir a Popper un desconocimiento de la distinción entre la hipótesis de la ascendencia común de todos los seres vivos y los procesos (sometidos a leyes) que la gobiernan.

En cambio, creo que sí cabría reprochar a Popper no haber visto con claridad que la teoría de la evolución va más allá de una ciencia histórica en muchos aspectos, y ello es así precisamente porque pretende integrar esas leyes que Popper considera exteriores a dicha teoría dentro de una explicación general del hecho evolutivo. La idea subyacente es que los mismos mecanismos y fuerzas permitirán explicar no sólo cómo se ha desarrollado hasta ahora la vida en este planeta, sino cómo se desarrollará también en el futuro y, posiblemente, cómo se ha desarrollado (caso de que lo haya hecho) en otros planetas. El darwinismo, como ha defendido Richard Dawkins, tiene una vocación universalista[63].

Como contrapunto digamos que la afirmación de Popper sobre la inexistencia de leyes de la evolución no es una tesis extrema y aislada. Algunos biólogos y filósofos de la biología no sólo han negado la existencia de este tipo de leyes, sino de cualquier ley genuinamente biológica[64]. John Beatty (1995), por ejemplo, ha retomado el mismo argumento de Popper para negar la existencia de leyes en la biología. Beatty defiende la «tesis de la contingencia evolutiva», según la cual:

> Todas las generalizaciones sobre el mundo viviente son sólo generalizaciones matemáticas, físicas o químicas (o consecuencias deductivas de generalizaciones matemáticas, físicas o químicas más ciertas condiciones iniciales), o bien son específicamente biológicas, pero en tal caso describen resultados contingentes de la evolución. (Beatty 1995, pp. 46-7)

La contingencia evolutiva puede interpretarse en un sentido fuerte y en un sentido débil. En sentido fuerte significa que los resultados de la evolución, incluso partiendo de las mismas

condiciones y de las mismas presiones selectivas que han existido hasta el momento, podrían haber sido muy distintos. En sentido débil la contingencia significa simplemente que las regularidades que hoy se cumplen podrían cambiar en el futuro. El primer sentido es más controvertido. Se ha dicho que los descubrimientos realizados dentro de
evo-devo
acerca de la sorprendente conservación de ciertos grupos de genes a lo largo de la historia evolutiva ponen en cuestión la tesis de la contingencia en el sentido fuerte. En todo caso, el sentido débil basta para obtener la conclusión de que las generalizaciones en biología no pueden ser universales y que lo esperable es que se vean sujetas a múltiples excepciones. La primera ley de Mendel (ver glosario), por ejemplo, es un resultado contingente de la evolución, y podría darse el caso de que, en un futuro hipotético de la vida en este planeta, no se cumpliera en absoluto. De hecho, como es sabido, hay numerosas excepciones a dicha ley. Beatty escribe en otro lugar que, «si la "ley" de Mendel sobre la herencia fuera realmente una ley, entonces los biólogos no tendrían que preocuparse acerca de con qué frecuencia se da la herencia no-mendeliana» (Beatty 1997, p. 435). Esto mismo podría decirse de cualquier otra generalización que incluyera rasgos resultantes del proceso evolutivo. Podríamos pensar que el enunciado «Sólo los organismos eucariotas tienen exones e intrones en sus genes» (ver glosario) tiene el carácter universal de una ley científica. Sin embargo, no sería descabellado suponer que en algún momento futuro se encontraran ejemplos de organismos procariotas con exones e intrones (cf. Rosenberg 2006, p. 144). De ahí que Beatty abogue por un pluralismo teórico en biología que deje siempre abierta la posibilidad de modelos y explicaciones alternativas de los mismos fenómenos, sin que ninguna de ellas deba ser considerada en exclusiva como «la correcta». Se supone que, como en caso de los diferentes modelos de regulación génica, en el de los diferentes modelos de especiación o en el del gradualismo evolutivo frente a la teoría del equilibrio interrumpido, unos son mejores o tienen más «significado relativo» para explicar ciertos casos y otros para explicar otros casos distintos. No podemos así establecer ninguna ley sobre la especiación, pongamos por ejemplo, pero al menos

podemos contar con modelos capaces de encajar una diversidad de casos posibles.

Robert N. Brandon (1997) arguye, sin embargo, que aunque las generalizaciones biológicas expresen regularidades contingentes (o bien, como en el caso de la ley del equilibrio de Hardy-Weinberg, sean meros enunciados analíticos), y por tanto, no puedan ser calificadas de «leyes» en el sentido en que la tradición empirista ha venido dando a este término, eso no impide que posean lo que denomina «un rango limitado de necesidad nómica» y una apreciable capacidad explicativa. De donde se debe concluir, según su opinión, que no sólo las leyes en sentido estricto tienen dicha capacidad explicativa [65].

Lo cierto es que en biología encontramos pocos enunciados que lleven el apelativo de «ley». Como ya señaló Michel Ruse (1979, pp. 70 y ss.) hace tiempo, debido a la existencia de excepciones, la mayor parte de los biólogos prefieren hablar de reglas o principios evolucionistas en lugar de leyes en sentido estricto. Ruse está pensando en cosas tales como la regla de Bergman, la regla de Allen y la «ley» de Dollo. La regla de Bergman afirma que en las regiones más frías los animales de sangre caliente tienden a ser más grandes que los de su misma especie en regiones más cálidas. La regla de Allen se refiere a las extremidades y partes sobresalientes del cuerpo, según dicha regla, las extremidades y partes sobresalientes de los animales de sangre caliente tienden a ser más pequeñas en las regiones frías que en las cálidas. Finalmente, la ley de Dollo sostiene que la evolución es irreversible, es decir, que es sumamente improbable que a lo largo de una secuencia evolutiva filogenética puedan recuperarse de *forma completa* estructuras ancestrales; cualquier recuperación de las mismas conservará señales distinguibles de las fases intermedias por las que ha pasado esa estructura desde su origen hasta su recuperación. Lo que se afirma en este caso es la imposibilidad práctica de una regresión completa en estructuras complejas, no de regresiones evolutivas simples, parciales o incompletas (atavismos), especialmente de tipo funcional, que de hecho están perfectamente documentadas en la literatura.

Precisamente, un trabajo pionero en el debate sobre la existencia de las leyes en biología fue el análisis que Stephen Jay Gould

realizó de la ley de Dollo, concluyendo que no podía ser considerada como una ley genuina (cf. Gould 1970 y para una crítica McIntyre 1997). El argumento de Gould sostiene que en realidad la ley de Dollo resulta infalsable en sentido popperiano, es decir, no habría ningún hecho posible que, en caso de determinarse su existencia, obligara a abandonar dicha ley. Lo que convierte en infalsable y, por tanto, en no-científica a la ley de Dollo es el uso del concepto de complejidad que subyace en la misma. Ante cualquier pretendido ejemplo de regresión que se presentara, el defensor de la ley podría aducir, para desestimarlo, que no afecta a estructuras suficientemente complejas. Además, Gould repite la objeción realizada en los años 40 por Popper: no son posibles las leyes acerca de acontecimientos históricos, dado su carácter singular, y la evolución de la vida en el planeta Tierra es un acontecimiento de este tipo. La propia irreversibilidad expresada por la ley de Dollo sería un argumento en su contra, como lo es contra cualquier ley de la evolución [66]. No obstante, la posición de Gould en este asunto es más compleja y matizada que la de Popper, y además ha variado con el tiempo. Así, en obras posteriores, aunque ha seguido desarrollando por extenso —y es en ella donde pone su mayor énfasis— la tesis del carácter contingente de la historia de la vida (cf. Gould 1989b, cap. 4), también se ha mostrado más favorable a la existencia de ciertas regularidades legaliformes, de ciertos «principios generales» que, en un nivel de mayor abstracción y menor atención a los detalles concretos que el habitual en las descripciones paleontológicas, dan pie para hablar de una paleontología nomotética, situada a medio camino en un *continuum* entre las ciencias históricas y las no históricas. Menciona como ejemplos de tales principios las limitaciones de tipo biomecánico en el diseño de los organismos y los modelos estocásticos que permiten discriminar cuándo el fenómeno estudiado ha seguido una pauta no debida al mero azar (cf. Gould 1980).

El análisis de Gould de la ley de Dollo ha sido, sin embargo, contestado (cf. Mclntyre 1997). En primer lugar, puede replicarse que, aun cuando se mostrara que la ley de Dollo no es una verdadera ley, no habría razones para extender esta conclusión a toda posible ley en la biología evolucionista, como Gould pretende.

Esta generalización ignoraría el hecho de que la biología evolucionista contemporánea no sólo trata de establecer regularidades históricas, como la que podría representar la ley de Dollo, sino también regularidades acerca de los procesos y mecanismos que intervienen en el hecho evolutivo. En cuanto a la afirmación de que no podemos tener leyes acerca de fenómenos únicos e irrepetibles, puede aducirse que desde cierto punto de vista o cierto nivel de descripción todos los fenómenos son únicos e irrepetibles, incluso los fenómenos físicos y químicos, lo que no impide que puedan establecerse leyes sobre muchos de ellos. La complejidad y el carácter único no serían, pues, rasgos exclusivos de los fenómenos biológicos. De lo que se trata es de vencer las dificultades para estudiar sus regularidades ocultas tras la aparente diversidad, al modo como se han vencido en la física y en la química[67].

6.2. La defensa de la existencia de leyes en biología

Como estamos viendo, no todos los autores que han considerado la cuestión han sido tan pesimistas como Popper, Smart, Gould y Beatty sobre la posibilidad de leyes genuinamente biológicas.

Muy influyente ha sido la defensa de las leyes en biología realizada por Elliott Sober. Sober sostiene que los modelos matemáticos que se han elaborado dentro del contexto de la teoría de la evolución, especialmente en genética de poblaciones, tienen el formato «si/entonces» propio de las leyes científicas y se distinguen netamente de las hipótesis históricas acerca de la evolución de un rasgo concreto. Su ejemplo preferido es el modelo de Ronald Fisher sobre la proporción estable de los sexos 1:1 (cf. Sober 1996a, pp. 40-46 y 1997b). Sober cree que si admitimos que las leyes puedan tener el carácter de *verdades matemáticas*, entonces cabe hablar de leyes en biología, como es el caso del citado modelo de Fisher o como la ley Hardy-Weinberg en genética de poblaciones. Esta ley afirma que si en una población ideal dos alelos *A* y *a* se dan en un locus con una frecuencia de *p* y *q* respectivamente, entonces las frecuencias de los genotipos *AA, Aa* y *aa* son respectivamente p^2, $2pq$ y q^2. Aunque se trate de verdades matemáticas, cuya validez es por tanto *a priori*, dado que el proceso

evolutivo obedece a ellas, habría razones para sostener que hay leyes de la evolución. Sober, sin embargo, coincide en rechazar la existencia leyes *empíricas* de la evolución. Para ser más precisos, en el caso de la ley Hardy-Weinberg lo que se afirma es que en ausencia de fuerzas evolutivas (y dadas otras condiciones ideales, como el tamaño grande de la población, el carácter panmíctico de los cruzamientos, la ausencia de movimientos migratorios, etc.) la distribución de la frecuencia de los genotipos alcanzará el equilibrio en la población en los valores establecidos por la ley. Por lo tanto según la ley, cuando las frecuencias no son las predichas (y se cumplen las condiciones restantes) es porque hay en acción fuerzas evolutivas. Sería, pues, como la ley de la inercia en la mecánica de Newton, una ley de fuerza cero, sólo que, a diferencia de la ley de la inercia, tendría un carácter *a priori* (cf. Elgin 2003).

También C. Kenneth Waters (1998) ha defendido la existencia de leyes en biología. Waters considera que no hay leyes biológicas en el sentido esencialista, es decir, no hay regularidades legaliformes acerca de géneros naturales (*natural kinds*), pero ello se debe no a la falta de regularidades similares a las leyes científicas, sino a que no hay géneros naturales claramente delimitados en biología, al modo en que lo serían por ejemplo los elementos químicos de la tabla periódica —«el mundo biológico es un lugar revuelto» (p. 12)—. Waters distingue entre dos tipos de generalizaciones: las *distribuciones* y las *regularidades causales*. Las distribuciones expresan distribuciones contingentes presentes o pasadas de entidades biológicas. Su validez está, pues, sujeta a los accidentes evolutivos y a variaciones temporales o locales. Las regularidades causales, en cambio, no tienen este carácter accidental o contingente, sino que son generalizaciones que expresan la existencia de relaciones causales entre entidades biológicas basadas en la estructura interna de dichas entidades. Contrariamente a lo que sostiene la tesis de la contingencia evolutiva, estas regularidades causales son, en su opinión, empleadas habitualmente en las explicaciones biológicas y presentan muchos rasgos propios de las leyes científicas.

Las distribuciones, según Waters, son enormemente importantes en biología y no han recibido la atención que merecen. Algunos ejemplos que cita son los siguientes:

- En los taxones diploides predominan los organismos con segregación mendeliana.
- En el genoma de los vertebrados hay abundancia de intrones, mientras que faltan en el genoma de los procariotas.
- Muchos pequeños herbívoros canadienses tienen ciclos de cuatro años.
- En vertebrados, cefalópodos, nemertinos, tremátodos y en algunos anélidos y equinodermos existe un sistema circulatorio cerrado.
- La ratio entre purinas y pirimidinas en el ADN es uno a uno.
- Las arterias principales poseen una gruesa capa de tejido rico en elastina.

En cuanto a las segundas, es decir, a las regularidades causales, Waters proporciona los siguientes ejemplos:

- Los árboles de hoja ancha tienen tendencia a desarrollar copas que dejan en la sombra a los pimpollos rivales.
- El ATP tiene tendencia a transferir grupos químicos [grupos fosfato].
- Regularidades mendelianas de la segregación cromosómica (a diferencia de Beatty, Waters no cree que sean accidentes históricos).
- Los tejidos con gran contenido de elastina se expanden y contraen cuando son sometidos

a un aumento o disminución de la presión del fluido interno.

Estas generalizaciones causales comparten ciertas características con las leyes científicas:

(1) Se refieren al comportamiento potencial y no sólo actual de un cierto tipo de entidades. Dicho comportamiento viene determinado por la estructura interna de las mismas.

(2) Apoyan al correspondiente enunciado condicional contrafáctico.

(3) No están circunscritas a unos límites espaciales o temporales concretos.

(4) Tienen relevancia explicativa.

Cabe poner en duda, sin embargo, que las mencionadas generalizaciones cumplan la propiedad (3), sobre todo si aceptamos lo que señalara Beatty en relación con las leyes de Mendel. Waters no cree que sean afirmaciones sobre regularidades contingentes, sino que expresan una disposición necesaria a trasmitir sus genes de un modo determinado en ciertos organismos con unas características fisiológicas concretas. Ahora bien, si esto fuera así, y en el caso improbable de que se consiguieran formular las leyes de Mendel en términos de mecanismos fisiológicos y de propiedades fisicoquímicas de los organismos, podría argüirse que entonces dejarían de ser leyes biológicas para transformarse en leyes fisicoquímicas (cf. Beatty 1995). También puede ponerse en duda el carácter de leyes de algunas de las generalizaciones que cita Waters, en la medida en que no están integradas en una teoría bien desarrollada. O que pertenezcan realmente a la biología, y no a la química, como en el caso de las referentes al ATP y a la elastina. Pero con independencia de todo ello, es notable que en la lista de características que cumplen esas genererealizaciones y que comparten con las leyes científicas establecidas falte la universalidad, es decir, la carencia de excepciones. Esto no representa ningún problema

para Waters, ya que, a diferencia de lo que sostiene la visión tradicional sobre este asunto, él cree que la universalidad no es una característica esencial de las leyes científicas. La universalidad sólo sería relevante allí donde pueden encontrarse géneros naturales nítidamente delimitados, pues sólo entonces puede predicarse con rigor algo acerca de todas las entidades que caen bajo un género dado, pero esto no ocurre en la biología. Por tanto, según Waters, los biólogos tienen derecho a considerar las regularidades causales que comparten rasgos fundamentales, aunque presenten excepciones, como genuinas leyes científicas. El único problema sería que su formulación es más difícil e imprecisa que en las ciencias físicas debido a la dificultad con la que se tropieza en la biología para identificar géneros naturales bien delimitados. El precio a pagar por ello es sólo una pérdida de rigor.

Un ejemplo interesante de ley biológica en el sentido de regularidad causal que señala Waters, pero no propuesto por él, sino por Marcel Weber, (1999) es el del *principio de exclusión competitiva*. Dicho principio, en lo fundamental, viene a decir que dos especies sólo pueden coexistir si los nichos ecológicos de ambas no se superponen, o dicho de otro modo, en caso de competencia entre dos especies por un mismo nicho ecológico, una terminará por excluir completamente a la otra. Este principio comparte características propias de las leyes científicas, si bien hay que reconocer que su *dominio de aplicación* es restringido y que debe ser completado con cláusulas *ceteris paribus*[68]. Las cláusulas *ceteris paribus* establecen en qué condiciones cabe esperar que la ley no se cumpla, es decir, qué factores perturbarían de tal modo la situación que llevarían al incumplimiento de la ley. Implican, por tanto, que la ley se cumple sólo en tanto que esas condiciones no se dan y todo lo demás permanece igual. Por ejemplo, el principio no se cumple si un depredador mantiene a las especies competidoras por debajo de una cierta densidad de población que hace inefectiva la competición, o si la heterogeneidad del medio ambiente es alta, de modo que las condiciones de la competición se ven alterados por cambios medioambientales (estacionales, por ejemplo, como en el caso del fitoplacton). En esto, sin embargo, no se diferenciaría cualitativamente de lo que sucede con las leyes de la física y de la química, cuya aplicación también requiere condiciones *ceteris*

paribus [69]. Así, la ley de la gravedad no se cumpliría estrictamente si se aplica a partículas cargadas de electricidad. Su formulación estricta debería incluir cláusulas *ceteris paribus* que indicaran que la ley no se cumple exactamente en esas condiciones y otras análogas. Si no se efectúa ese añadido es porque en física se conocen bien esas circunstancias y se dan por descontadas, de modo que puede decirse que esas cláusulas están ahí de forma implícita (cf. Cartwright 1983 y Lange 1993 y 2000). Weber señala que, pese a su limitado dominio de aplicación y a la exigencia de cláusulas *ceteris paribus*, el principio de exclusión competitiva es *causalmente necesario*, como las leyes científicas, ya que permite justificar enunciados contrafácticos como «Si estas dos especies fueran a competir por un solo recurso limitante, *ceteris paribus*, sólo una de ellas sobreviviría».

La consideración de las regularidades biológicas sometidas a excepciones como leyes *ceteris paribus* ha sido un recurso muy utilizado para salvar el carácter legaliforme de dichas regularidades. No obstante, encierra un problema repetidamente señalado: convierte a dichas leyes en enunciados vacíos. Una ley *ceteris paribus* puede resumirse como una expresión del tipo «Si no hay interferencias, todo A es B», o bien «Si no hay factores perturbadores, todo A es B». Ahora bien, según los críticos, esto es tanto como decir que todo A es B menos en aquellas circunstancias en que un A no es B, lo que convierte a una ley *ceteris paribus* en el enunciado tautológico y, por tanto, empíricamente vacío «Todo A es B, a menos que no lo sea». A esto puede responderse que el enunciado deja de ser vacío si se pueden especificar las condiciones concretas que harían que un A no fuera B, es decir, las circunstancias excepcionales en cada caso. Pero eso es lo que algunos niegan que se pueda hacer. En ciencias como la biología, donde los sistemas en estudio evolucionan a lo largo del tiempo y exhiben una gran complejidad, generando como vimos más arriba una contingencia evolutiva, es imposible establecer todas las circunstancias particulares que llevarían al incumplimiento de la ley; y por eso precisamente se recurre al expediente de la cláusula *ceteris paribus*. De este modo, una ley *ceteris paribus* no sería en realidad una ley, sino un enunciado que pretende expresar una

regularidad que, en realidad, no se cumple universalmente y, por tanto, no es una regularidad legaliforme, no es una ley genuina [70].

Si aceptamos las tesis de los defensores de la existencia de leyes en la biología, el problema no es tanto que no existan regularidades naturales acerca de los seres vivos, sino que la expresión de esas regularidades no encaja en el concepto estricto de ley que muchos filósofos han aceptado sobre la base de su aplicabilidad en la física (cf. Sober 1997b y Cooper 1996). Como han puesto de relieve sus críticos, ese concepto es en realidad inapropiado incluso para caracterizar algunas leyes de la física. En efecto, si sólo estamos dispuestos a considerar como leyes científicas enunciados universales irrestrictos y sin excepciones, además de dejar fuera a todas las leyes probabilísticas de la física, como la de Elster y Geitel sobre la desintegración radioactiva, habríamos de negarle el estatuto de tales a las leyes de Kepler, que no sólo tienen una referencia sumamente localizada, sino que hacen mención a objetos particulares (el Sol y los planetas), y pese a ello fueron consideradas como leyes mucho antes de ser derivadas de las leyes de la mecánica newtoniana. Es más, las leyes de la mecánica newtoniana tampoco se cumplen con total universalidad espacio-temporal, ya que no son aplicables a cuerpos que se mueven a grandes velocidades o a las partículas subatómicas. La ley de los gases ideales, como es sabido, no se cumple en condiciones extremas de presión. Muchas leyes de la física han resultado, pues, ser sólo localmente válidas.

Éste es fundamentalmente el planteamiento que sigue Sandra Mitchell (1997 y 2000). Comienza por distinguir entre varios enfoques acerca de las leyes científicas: el enfoque normativo, el enfoque paradigmático y el enfoque pragmático. El enfoque normativo, que es el que ha venido prevaleciendo hasta el momento, trata de caracterizar las leyes científicas a partir de una serie de notas o características que todas deben cumplir y que bastan para considerarlas como leyes. En particular se mencionan siempre al respecto la universalidad y la capacidad para justificar condicionales contrafácticos (necesidad natural). El enfoque paradigmático, en cambio, toma un ejemplo de ley científica sacado, como no podía ser menos, de la física y busca las similitudes y diferencias que pueda presentar con él cualquier

generalización en biología. Finalmente, el enfoque pragmático, que es el que Mitchell defiende, pretende más bien ver cuál es el papel de las leyes en las ciencia, cómo son usadas en diferentes contextos, para determinar así si las generalizaciones en biología cumplen una función similar. El enfoque pragmático proporcionaría, en su opinión, un espacio conceptual más amplio para analizar el problema de las leyes en biología. Desde dicho enfoque, de forma a análoga a cómo Quine mostró que la separación entre necesidad lógica y contingencia lógica no era absoluta, debe asumirse que la separación dicotómica entre enunciados naturalmente necesarios y enunciados naturalmente contingentes (leyes y universalidades accidentales) tampoco es viable. En lugar de una dicotomía que pretenda separar tajantemente los enunciados, debemos reconocer más bien una escala gradual en la que varíe el grado de necesidad. Así, aunque el grado de contingencia sea mayor en las generalizaciones de la biología que en las de la física, eso no las excluirá como leyes, siempre que sean capaces de funcionar en los experimentos, en las explicaciones y en la generación de expectativas de forma análoga a como lo hacen las leyes físicas. «La contingencia de las generalizaciones en biología u otras ciencias no excluye que funcionen como "leyes" —generalizaciones que fundamentan e informan expectativas en una variedad de contextos» (Mitchell 1997, p. 478)—. Esta escala gradual iría desde la contingencia total de las generalizaciones accidentales (todas las monedas de mi bolsillo son menores de 1 euro) hasta las leyes más universales y menos contingentes —aunque también tengan algo de ello— propias de la física (como la ley de la conservación de la masa-energía o el segundo principio de la termodinámica). Las leyes de la biología —y ella menciona como ejemplo las leyes de Mendel y la ley de Kleiber (la tasa de metabolismo basal aumenta en proporción a la masa corporal elevada a 3/4)— ocuparían un lugar intermedio, aunque más cercano a las primeras que a las segundas[71].

La diferencia, por ejemplo, entre la ley de caída de los graves de Galileo y la primera ley de Mendel no es que la primera no sea contingente y la segunda sí. La diferencia está en el grado de contingencia o, como dice Mitchell, en el grado de *estabilidad* de las condiciones sobre las que es contingente la relación descrita.

Que la ley de Galileo es también contingente puede verse fácilmente bajo el supuesto de que el núcleo de la Tierra hubiera sido de plomo en lugar de hierro. En tal caso, la aceleración de la gravedad habría sido cuatro veces mayor. Pero, como ella nos explica, «la condición de que el material que forma el núcleo terrestre es hierro, condición de la que depende la representación estricta de la ley de Galileo, es más estable en el espacio y en el tiempo que las condiciones sobre las que descansa la ley de Mendel. La aceleración real de un cuerpo que cae, dadas estas condiciones, es determinista, mientras que la ley de Mendel es probabilística. Así pues, difieren tanto en estabilidad como en fuerza» (Mitchell 2000, p. 252). Este gradualismo en estabilidad y fuerza debe aplicarse también según el enfoque pragmático a características tales como el grado de abstracción, la simplicidad y la manejabilidad cognitiva. Todo ello proporcionaría un espacio conceptual multidimensional en el que tanto las leyes de la física como las de la biología podrían encontrar un lugar apropiado.

Muy similar a este enfoque es el presentado por Jim Woodward (2001). Coincide con Mitchell en que el modo tradicional de entender las leyes científicas como enunciados universales irrestrictos opuestos a las meras generalizaciones accidentales no hace justicia al modo en que operan las explicaciones en biología. Woodward considera que esta dicotomía pierde de vista un hecho fundamental, y es que en biología hay una graduación en las generalizaciones con valor explicativo, que va desde las más estables y generales hasta otras más contingentes. No puede establecerse, pues, una separación dicotómica, porque entonces la conclusión inevitable es que en biología no hay auténticas leyes, y, por tanto, no habría auténticas explicaciones científicas. No obstante, en lugar de hablar de la estabilidad de ciertas generalizaciones, como hace Sandra Mitchell, Woodward cree que lo que caracteriza a las generalizaciones utilizadas en las explicaciones científicas que podemos encontrar dentro de la biología es la *invariancia*. Una generalización es invariante, "si y sólo si continuaría manteniéndose bajo cierto rango de cambios físicos que impliquen *intervenciones*(24)" (p. 4). La invariancia no significa que en determinadas condiciones excepcionales la generalización no pueda incumplirse, ni tampoco implica que la

generalización haya de ser necesaria en el sentido de Beatty. Dada otra historia evolutiva diferente la generalización podría no haberse cumplido en absoluto. Lo único que significa es que en las circunstancias actuales, la generalización se manifiesta como invariante para un cierto rango de intervenciones. Si una generalización presenta este tipo de invariancia, una explicación científica que se base en ella podrá Mostrar cómo habría variado el fenómeno a explicar si hubiesen sido diferentes algunos de los factores acerca de los que habla la generalización. Por lo tanto, según Woodward, poseer este tipo de generalizaciones invariantes es todo lo que la biología necesita para funcionar como ciencia, aunque éstas no cumplan los criterios establecidos por los filósofos para ser consideradas como auténticas leyes científicas. La invariancia es, en su criterio, una mejor opción que la estabilidad de la que habla Mitchell. Algunas generalizaciones serían estables en el sentido de Mitchell, ya que muchos organismos las cumplirían, pero no serían generalizaciones explicativas porque no presentarían invariancia en las intervenciones posibles. Y viceversa, algunas generalizaciones que serían explicativas, por ser invariantes, no serían estables, porque pocos organismos las cumplirían. Es dudoso, sin embargo, pese a lo que Woodward sostiene, que la noción de invariancia sea más clara y más ventajosa o difiera sustancialmente de la de estabilidad. No parece que pueda establecerse de forma precisa bajo qué rango de intervenciones la generalización debe mantenerse si es que ha de considerarse invariante. Y además, ¿por qué considerar que una generalización es invariante si no se mantiene bajo ciertas intervenciones, aunque sí se mantenga bajo otras? ¿Qué marca aquí la diferencia?

No falta tampoco quien, como Mehmet Elgin (2006), considera que la biología reciente está siendo capaz de proporcionar leyes estrictas, tan legítimas y tan universales como las leyes de la física. Elgin se remite como ejemplo a la ya citada ley de Kleiber que establece la proporcionalidad de la tasa metabólica con la masa corporal elevada a 3/4 (aunque admite que el exponente es aún objeto de discusión), así como a otras leyes universales que establecen la proporcionalidad entre la densidad de población y la masa corporal elevada a 3/4, o la proporcionalidad entre la duración de la vida y la masa corporal elevada a 1/4[72]. Philip Kitcher

(2003, p. 116) considera que, de hecho, podríamos enumerar, puestos a ello, muchas leyes biológicas. Así, para obtener leyes del tipo «Todo S es P», donde S es una especie biológica, basta con señalar alguna propiedad P cuya alteración haga que el individuo que la posea no pueda ser considerado como S. Un ejemplo claro sería una mutación que diera lugar o bien a un cigoto inviable, o bien a un «monstruo prometedor» que produjera una especiación instantánea. «En otras palabras, la propiedad P debería estar tan profundamente conectada con la constitución genética de los miembros de la especie que una alteración del genoma suficiente para producir la ausencia de P desbarate la organización genética, conduciendo a descendientes inviables o a descendientes de una nueva especie». Esta tesis de Kitcher, sin embargo, es menos plausible de lo que inicialmente parece. Es dudoso, en primer lugar, que baste una mutación genética letal para considerar a un organismo que la posea como no perteneciente a la especie de la que procede. Un feto humano inviable sigue siendo un feto humano. Y, por otra parte, los procesos de especiación instantánea, los procesos que dan lugar a «monstruos prometedores» no son admitidos como posibles entre los animales, lo cual les excluiría de las leyes sobre especies.

No debemos olvidar en todo este debate que el enfoque actual sobre las leyes científicas en la propia física ha variado sustancialmente. No deja de haber una cierta ironía del destino en que, después de habérsele negado en ocasiones a la biología el rango de ciencia por no disponer de leyes universales, a partir de la década de los ochenta algunos filósofos de la ciencia hayan puesto en cuestión la idea de que existan leyes de la naturaleza universales y necesarias y, en consecuencia, la idea de que la misión de la ciencia sea descubrir tales leyes. Así, Bas van Fraassen, Nancy Cartwright y Ronald Giere han argumentado desde planteamientos diversos que las leyes universales, entendidas como afirmaciones generales acerca de sistemas reales —y no meramente acerca de modelos ideales—, son en su mayor parte falsas, ya que los sistemas reales rara vez son lo suficientemente simples para comportarse de acuerdo con dichas leyes. Por tanto, según estos autores, no debería concederse al concepto de ley universal el papel central que todavía hoy se le atribuye por parte de los filósofos para explicar el

funcionamiento de la ciencia; un papel que, en su opinión, habría perdido en los escritos de los científicos actuales (cf. Van Fraassen 1989, Cartwright 1983 y Giere 1999). Esta posición tiene la ventaja de acercar más la física a otras ciencias, como la biología o la economía, aunque está lejos de haber despertado un asentimiento unánime.

Como puede apreciarse, el debate sobre si la biología dispone o no de leyes genuinas ha servido en gran medida para poner en mayores dificultades de las que ya tenía el concepto de ley científica propio de la «concepción heredada» en filosofía de la ciencia. En tal sentido, este debate, unido al planteado dentro de la concepción semántica de las teorías —rival de la concepción heredada—, ha vuelto a poner en primera linea de disusión, pero esta vez desde planteamientos más críticos, la noción misma de ley científica.

7
Explicaciones funcionales y teleología

7.1. La explicación teleológica en biología

¿Qué es una explicación científica? ¿Cuántos tipos hay? ¿Cuáles de ellos son los que suelen emplearse en la biología? ¿Son los mismos que en otras ciencias naturales? Para responder a estas cuestiones empecemos diciendo que en la filosofía de la ciencia ha sido habitual distinguir entre dos tipos fundamentales de explicaciones: las explicaciones causales (o mecánico/causales) y las explicaciones teleológicas. En numerosas ocasiones esta distinción es trazada para pasar inmediatamente a desestimar la legitimidad epistemológica de éstas últimas en las ciencias naturales, aunque se les conceda algún papel relevante en las ciencias sociales[73]. Las *explicaciones causales* son a su vez separadas en dos modalidades. O bien se centran en proporcionar las condiciones suficientes para que se dé el fenómeno a explicar, o bien en proporcionar sus condiciones necesarias. Las primeras, que serían las más comunes en la física y en la química, responden a la pregunta «*¿Por qué ocurrió necesariamente*?»; las segundas responden más bien a la pregunta «*¿Cómo es que fue posible*?» (cf. Von Wright 1979, caps. 2 y 3). En el primer caso deben señalarse las condiciones tales que, de darse, son suficientes para que el fenómeno ocurra. En el segundo caso deben señalarse las condiciones tales que, de no darse, el fenómeno no habría podido tener lugar. Las explicaciones causales del primer tipo permiten hacer predicciones (si se dan tales condiciones puedo predecir que el fenómeno en cuestión también se dará). Las del segundo tipo, en cambio, no permiten hacer predicciones pero sí «retrodicciones» (si se da un cierto fenómeno puedo afirmar que previamente han debido de darse aquellas circunstancias que constituyen sus condiciones necesarias). Esto hace que este segundo tipo de explicaciones sea más empleada en las ciencias históricas, incluyendo la historia natural y la paleontología.

Frente a ellas, las *explicaciones teleológicas* no buscan las

condiciones (necesarias o suficientes) de un fenómeno con vistas a explicarlo, sino que buscan su finalidad, su objetivo, su función. Es decir, para explicar el fenómeno se recurre en ellas a un estado temporalmente posterior (o a lo sumo simultáneo) a dicho fenómeno y que, sin embargo, opera aparentemente a modo de causa. Recordemos que Aristóteles distinguía cuatro tipos de causas en la naturaleza: la causa material o materia de la que algo está formado, la formal o la esencia de ese algo, la eficiente —que para nuestros propósitos podemos identificar con las condiciones necesarias y/o suficientes—, y la causa final (*telos*), que es el propósito o el fin al que ese algo va encaminado o por el cual existe, como cuando decimos que una estatua de mármol ha sido esculpida «para» adornar una estancia o «para» servir de objeto de culto. A la pregunta «¿Por qué se esculpió esa estatua?» tiene perfecto sentido contestar: «Para ser venerada en esta iglesia como imagen sagrada». La veneración de la estatua por los fieles es posterior a su elaboración por el artista, pero fue la causa de que se le encargara que la esculpiera. En este ejemplo queda de manifiesto que la estatua sirve a este fin sin propósito alguno por su parte, como es obvio. La estatua no busca intencionalmente ese fin, y aún así cumple la función de ser objeto de culto. Ese fin lo buscó el artista, o sus pagadores. En la literatura sobre el tema, sin embargo, cuando se habla de explicaciones teleológicas se suele incluir también bajo esa rúbrica la apelación a intenciones conscientes por parte de un agente, es decir, a fines explícitamente tenidos en cuenta por un agente para dar lugar al fenómeno que se quiere explicar. Por ejemplo, si pregunto «¿Por qué Juan compró una entrada para el cine?, —una posible respuesta sería—: Porque quiere ver la última película de Woody Allen, que estrenan mañana». En este caso, aquello que explica el fenómeno por cuya causa se pregunta (la acción de comprar la entrada) es un objetivo buscado explícitamente por un agente intencional, como es Juan. Se asume que Juan creyó que para alcanzar su fin (ver la película de Woody Allen) era una condición necesaria comprar antes la entrada, y esa creencia junto con la intención de ver la película —ambas previas a la acción— causó el acto de comprar la entrada.

Este último tipo de explicaciones teleológicas son habituales en las ciencias sociales. Se trata de explicaciones de la conducta

humana que recurren a objetivos, propósitos o fines de dicha conducta como resorte explicativo principal. Sin embargo, las explicaciones teleológicas en biología se identifican básicamente con las explicaciones funcionales, cuya estructura es bien diferente. Éstas son explicaciones que no apelan a propósitos o fines de la conducta, sino a las funciones que cumplen ciertos rasgos de los organismos, y que son utilizadas precisamente para explicar su existencia en tales organismos. Si dejamos de lado la cuestión terminológica (aquí llamaremos «explicaciones teleológicas» a las explicaciones funcionales en biología, aunque otros, para distinguirlas de las de las ciencias sociales, prefieren llamarlas «cuasi teleológicas» o «teleonómicas»), lo importante es ver con claridad que estas explicaciones funcionales son en última instancia un cierto tipo de explicaciones causales, aun cuando para explicar un fenómeno recurran a estados que son consecuencia de dicho fenómeno. Cómo resolver esta paradoja (que lo que es consecuencia cuente como causa) es lo que trataremos de dilucidar a continuación.

Las explicaciones causales referidas a las condiciones necesarias o a las condiciones suficientes son ampliamente usadas en las ciencias naturales, tal como hemos dicho, y en ello la biología no es una excepción. Ahora bien, en biología podemos encontrar también explicaciones de tipo teleológico/funcional que no encajan en los modelos habituales de explicación empleados en otras ciencias naturales como la física y la química. Así, por ejemplo, cabe explicar la existencia del hígado señalando que tiene, entre otras, la función de mantener el nivel de glucosa en la sangre, o la de los riñones diciendo que su función es la de retirar los desechos metabólicos de la sangre. Un neurólogo puede legítimamente explicar la resistencia de los axones neuronales a las tensiones producidas por el movimiento corporal aduciendo que la β-espectrina, una proteína del citoesqueleto de la membrana celular, tiene la función de proporcionar esa resistencia. E incluso sin forzar el lenguaje, podría decir que el «propósito» de la β-espectrina es proporcionarle al axón resistencia estructural. Del mismo modo, un biólogo evolucionista puede explicar por qué el pez de hielo de la Antártida, perteneciente al suborden de los Nototenoideos, carece de glóbulos rojos, y por qué las especies de este suborden poseen

glicoproteínas anticongelantes en la sangre, mostrando que esas características desempeñan una función importante en la supervivencia y éxito reproductivo de esos organismos en su entorno y que, precisamente por ello, han sido seleccionadas. Dirá entonces que la posesión de esos rasgos tiene la finalidad de evitar la congelación en aguas polares. Es esta apelación a una finalidad como fundamento explicativo lo que hace de algunas explicaciones funcionales un tipo de explicaciones teleológicas (cf. Lennox 1999). Es como si los seres vivos estuvieran diseñados de modo que determinadas funciones se cumplieran adecuadamente por la posesión de rasgos específicamente configurados para ese desempeño. Al comienzo de su libro *El relojero ciego*, Richard Dawkins define la biología como «el estudio de las cosas complejas que dan apariencia de haber sido diseñadas con un fin» (Dawkins 1993, p. 21). No es extraño por ello que, según se ha dicho en más de una ocasión, el papel fundamental que concedió Aristóteles a las explicaciones teleológicas en la ciencia tuviera su origen en su enorme interés por los fenómenos vitales y por la organización de la sociedad (cf. Körner 1981, p. 178). Para algunos, esto es un rasgo característico de la biología; algo que la define como ciencia. Alexander Rosenberg (1985, p. 42) escribe sobre ello: «La identificación de los fenómenos apelando a sus funciones, la búsqueda de funciones para casos cuya estructura es conocida, y el recurso a las funciones para explicar los hallazgos es probablemente la característica más omnipresente de las ciencias biológicas».

Este tipo de explicaciones, sin embargo, desaparecieron de las ciencias físicas al menos desde el comienzo de la física moderna con Galileo y con Newton. Ernest Nagel expresó enfáticamente este hecho cuando señaló que «sería muy extraño, sin duda, que un físico moderno declarara, por ejemplo, que los átomos tienen capas externas de electrones para hacer posible la formación de uniones químicas entre ellos» (Nagel 1981, p. 366). No encontramos en las ciencias físicas referencia a posibles eventos futuros ni a propósitos o fines para explicar eventos actuales. Las explicaciones aristotélicas que intentaban dar cuenta del movimiento natural de los cuerpos materiales apelando a la tendencia de éstos a ocupar su lugar natural fueron sustituidas en la física moderna por explicaciones mecanicistas que acuden sólo a lo que Aristóteles llamaba «causas

eficientes». Esto, ciertamente, parece marcar una separación entre la biología por un lado y la física y la química por el otro. Separación que no se daba en la ciencia antigua, dentro de la cual tenía cabida una teleología cósmica aplicable no sólo a los seres vivos sino también a los seres inanimados y al cosmos en general. Debido a ello, la persistencia de las explicaciones teleológicas en biología ha sido tomada como argumento principal por los defensores de la autonomía de la biología como ciencia frente a la física y a la química. Otros, sin embargo —aquéllos que no simpatizan en absoluto con la idea de que la biología sea una ciencia peculiar— han considerado que este recurso a las explicaciones teleológicas es meramente metafórico y debería ser abandonado y sustituido por un discurso más riguroso en el que los seres vivos no fueran, ni siquiera por analogía, considerados como portadores de algún tipo de propósito, ya sea proveniente de sí mismos o de algún designio externo. Analicemos ahora los puntos centrales de esta larga y enrevesada disputa.

7.2. El concepto de función

Las explicaciones funcionales pueden definirse como aquéllas que «explican la existencia de una característica de terminada en un sistema al demostrar la contribución de dicha característica a una propiedad o estado específicos del sistema. [...] Dicha contribución ha de ser la razón de la existencia de la característica [...]» (Dobzhansky, Ayala, Stebbins y Valentine 1993, p. 496). El origen de este modo de entender este tipo de explicaciones se sitúa en la ya clásica definición de función proporcionada por Larry Wright (1976, p. 81). De acuerdo con ella, decimos que la función de X es Z si:

(I) X está ahí porque hace Z,
(II) Z es una consecuencia (o resultado) de que X esté ahí.

En lo esencial, esta definición viene a señalar que la función de algo es el efecto de ese algo que explica su existencia. Según Larry Wright es importante que se den conjuntamente las dos condiciones mencionadas. No basta con decir que la función de X es Z significa

que X está ahí porque hace Z. El oxígeno está en el flujo sanguíneo humano porque se combina bien con la hemoglobina, y además eso explica por qué está ahí, pero esto no quiere decir que la función del oxígeno sea combinarse con la hemoglobina. En cambio, podemos decir que la función del oxígeno es la de proporcionar energía en las reacciones de oxidación, porque tal cosa es consecuencia de la presencia de oxígeno en la sangre y el oxígeno está en la sangre precisamente porque hace tal cosa. Y lo mismo puede decirse con respecto a la otra condición, para que algo cumpla una función no basta con que contribuya a un fin de forma fortuita; sino que debe estar ahí precisamente porque contribuye a ese fin. La función de la nariz no es apoyar bien las gafas, porque no tenemos narices Para eso, aunque poder apoyar bien las gafas es una consecuencia de tener nariz.

El concepto de función aquí implicado es complejo y ha dado lugar a análisis diversos (cf. Bechtel 1986, Buller 1998, Allen, Bekoff y Lauder [eds.] 1998, García Azkonobieta 2001 y McLaughlin 2001). Fundamentalmente, el problema que hay que solucionar es el de cómo dar un significado científicamente aceptable al «porque» que aparece en el enunciado (I). ¿Es posible naturalizar la idea de que un rasgo existe ahora en un organismo *porque* hace algo determinado (algo que quizás aún no ha realizado en ese organismo concreto)? ¿Es posible encontrar un proceso puramente natural que pueda justificar el carácter genuinamente explicativo de las explicaciones funcionales? Larry Wright (1976) y William C. Wimsatt (1972) mostraron que, en efecto, la selección natural permitiría interpretar las explicaciones funcionales sin que se tuviera que admitir una sumamente problemática causación desde el futuro hacia el pasado. La selección favorece ciertos rasgos y éstos pasan a las generaciones posteriores, de modo que la explicación de que estas generaciones posteriores posean dicho rasgo es la función que éste desempeñó en los ancestros que lo poseyeron. La idea, por tanto, es que X está ahí no porque haga Z en el organismo presente, sino porque hacía Z en sus ancestros. Ésta sería en esencia la propuesta del *enfoque etiológico* defendido, entre otros, por el propio Wright, por Francisco J. Ayala (1970), Ruth G. Millikan (1984 y 1989), Robert Brandon (1981 y 1990), Karen Neander (1991) y Peter Godfrey-Smith (1993). Se denomina

etiológico porque trata de explicar la función de un rasgo a partir de su historia causal.

Tal como Millikan (1993, p. 41) lo explica, el enfoque etiológico es un enfoque orientado hacia el pasado, y se caracteriza por sostener que la función de un rasgo viene dada por los efectos que en el pasado contribuyeron a la selección de ese rasgo en los organismos que lo poseen. Son esas consecuencias *pasadas* las que hacen que el rasgo se posea en la actualidad debido al modo en que actuó la selección natural sobre dicho rasgo. Así pues:

> Algo tiene una función cuando su estar ahí [*being there*] depende de la reproducción de ancestros que tenían rasgos similares, habiendo sido estos rasgos causalmente eficaces para producir ese algo, y habiendo sido estos rasgos seleccionados en algún momento de su historia por su capacidad para realizar este tipo de contribución [74] .

Philip Kitcher ofrece una caracterización más abreviada aunque introduce el concepto de «diseño», que muchos no querrían ver utilizado en este contexto [75] :

> La función de X es aquello para hacer lo cual X está diseñado; y aquello para hacer lo cual X está diseñado es aquello por lo que X fue seleccionado. (Kitcher 1993/2003, p. 163).

En definitiva, según este enfoque la función de un rasgo determinado de un ser vivo es producir aquellos efectos que llevaron precisamente a que ese rasgo fuera seleccionado en el pasado.

Contra este enfoque se han formulado varias objeciones. Quizás la principal es que no permite calificar de funcionales las exaptaciones en el sentido de Gould y Vrba, es decir, rasgos que se consideran adaptativos aunque no son producto directo de la selección natural (el uso de las aletas en las tortugas marinas para excavar en la arena, por ejemplo). De acuerdo con el enfoque etiológico, no podríamos decir que una función de las aletas de las tortugas es excavar en la arena, ya que no adquirieron ese efecto por selección natural, no son una adaptación para tal efecto. Esto puede que no sea una objeción decisiva, puesto que hay quienes

consideran —Gould y Vrba así lo hacen— que las exaptaciones, de hecho, no tienen función, si bien producen un efecto; con lo cual estamos ante lo que parece un mero desacuerdo terminológico. No obstante, resultaría un tanto extraño no poder decir que entre las funciones que cumplen las aletas de las tortugas está el excavar en la arena. Por otra parte, si un rasgo surge como consecuencia de la selección para una función, pero luego la selección actúa para que desempeñe otra (e. g. las plumas de las aves surgieron probablemente para la termorregulación, no para el vuelo) ¿cuál de ellas deberíamos considerar como su función[76]? Un problema adicional es que este enfoque obligaría a considerar como funcionales a rasgos seleccionados que fueron adaptativos en el pasado pero que ya no lo son, como el apéndice en el intestino humano. Finalmente, no permitiría hablar de la función de un rasgo que haya aparecido de forma súbita. Habría que esperar varias generaciones para hacerlo, lo cual, de nuevo, suena paradójico: el mismo rasgo haciendo lo mismo no tendría una función en la generación F_1 en la que acaba de aparecer, pero sí en la generación F_n en la que ya se puede considerar fijado por la selección natural. En suma, la cuestión que recorre todas estas objeciones es la siguiente: ¿por qué hacer depender la funcionalidad de un rasgo de su etiología evolutiva en lugar de hacerla depender de su papel actual para incrementar la eficacia del organismo? Todo ello sin tener en cuenta las dificultades prácticas para determinar cuándo la selección natural está actuando sobre un rasgo y cuáles son los efectos favorecidos por la selección; dificultades que podrían convertir la noción de función en inoperante (cf. Amundson y Lauder 1994).

Para superar los problemas del enfoque etiológico, John Bigelow y Robert Pargetter (1987) propusieron entender las funciones como disposiciones que tienen ciertas consecuencias que favorecen la eficacia biológica de los individuos; o dicho de otro modo, un rasgo es funcional no debido a su historia causal pasada, sino a sus efectos actuales para satisfacer las necesidades de los organismos. Este *enfoque disposicional* está, pues, orientado hacia el futuro. Es decir, lo que importa no es que el rasgo tenga una historia de selección, sino que tenga una propensión a ser seleccionado debido a la disposición (función) para producir efectos que contribuyen a la

supervivencia y reproducción del organismo en el presente y en el futuro. Se trata claramente de un enfoque inspirado en la noción ya expuesta de la eficacia biológica como una propensión. «Algo tiene una función (biológica) —escriben— cuando confiere una propensión a mejorar la supervivencia a la criatura que lo posee» (1987, p. 192). De este modo, el rasgo puede ser funcional desde el primer momento de su aparición, aunque en tal momento inicial no haya contribuido todavía a la eficacia biológica del organismo.

Sin embargo, esta caracterización deja fuera los casos en que un gran cambio medioambiental provoca que un rasgo deje de ser adaptativo, aun cuando lo razonable en tales casos parece que sería decir que el rasgo sigue cumpliendo una función. Y, en cambio, le otorgaría inmediatamente el cumplimiento de una función a un rasgo que, preexistiendo sin función alguna a un gran cambio medioambiental, se volviera un rasgo adaptativo tras ese cambio. Se ha argüido, además, que según esta caracterización, ningún rasgo universal en una especie podría tener una función, ya que tal como se entiende en la biología evolucionista actual, no se puede hablar de una propensión de un rasgo a mejorar la supervivencia o la eficacia en abstracto, sino que debemos siempre tener en cuenta un rasgo alternativo con respecto al cual el rasgo en cuestión aumentaría la eficacia del organismo; pero, evidentemente, un rasgo universal, como la nariz en los humanos, carece de alternativas actualmente reales con las que compararse (cf. Millikan 1993, p. 40 y Godfrey-Smith 1998b).

Finalmente, Robert Cummins (1975) efectuó un análisis del concepto de función que no recurre a la teoría de la evolución, sino que se atiene únicamente al papel causal que desempeñan las partes de un sistema complejo Para hacer que el sistema en su globalidad tenga las capacidades que tiene. Este análisis se conoce también como «*enfoque organizacional*». Se trata con él de ofrecer un concepto de función que se base en un «análisis funcional» que divida a un sistema complejo en subsistemas, para dirimir entonces cómo realizan cada uno de ellos su contribución al mantenimiento de las capacidades del sistema total. Una vez que se entiende cómo funcionan las diferentes capacidades de los subsistemas, cómo éstos realizan sus tareas, puede entenderse también las capacidades del sistema. El objetivo no es, por tanto explicar por qué está ahí un

determinado rasgo funcional, como sucede en los otros enfoques, sino explicar qué papel desempeña cada elemento en el conjunto del organismo. Explicar la función del corazón no es explicar por qué ha sido seleccionado por la selección natural, sino mostrar su papel en el sistema circulatorio. Este concepto de función parece particularmente idóneo para su uso en anatomía, fisiología, bioquímica y biología del desarrollo (al fin y al cabo no todos los rasgos funcionales de los seres vivos pueden ser explicados apelando sólo a la selección natural). Aunque el enfoque organizacional ha despertado también comentarios críticos —fundamentalmente por su incapacidad para distinguir entre auténticas funciones y efectos colaterales o accidentales—, no entraremos aquí en su análisis [77] .

La diversidad de caracterizaciones que acabamos de mencionar muestra que el concepto de función no tiene un sentido único. Unas veces se asume que una función es algo que confiere una utilidad (por ejemplo para la supervivencia y la reproducción). Otras, se entiende una función como aquello que contribuye a un fin, aunque tal fin no tenga utilidad para el organismo. Otras se concibe una función como aquello que causa (que explica) el que una característica se dé. Todas estas formas de entender las funciones tienen, sin embargo, contraejemplos, lo cual indica a las claras que no es un concepto fácil de recoger en una fórmula simple (cf. Achinstein 1989, cap. VIII).

Bock y Von Wahlert (1965), defendieron hace ya varias décadas que los biólogos usan el concepto de función para referirse a dos cosas bien diferentes. Por un lado, lo usan cuando hablan de ciertas propiedades físicas y químicas de un rasgo presente en un organismo, como, por ejemplo, cuando se dice que las patas de un conejo tienen la función de la locomoción. Pero un sentido más importante y que debería distinguirse cuidadosamente de éste es el que tiene el término cuando se usa para referirse al papel biológico de un rasgo o una facultad, esto es, al uso de ese rasgo a lo largo de la historia vital del organismo. En tal sentido se dice que las patas del conejo tienen la función (papel biológico) de permitirle escapar de los depredadores, de moverse hacia donde hay comida o hacia donde está su pareja, etc. En este segundo caso estaría implícita la apelación a un objetivo o fin. El primero se licitaría a recurrir a la

fisiología del organismo.

Un análisis aún más fino, ya que añade dos sentidos más a los señalados por Bock y Von Wahlert, es el que presenta A. G. Wouters (2003). Él distingue cuatro tipos de funciones:

(1) Función como mera actividad. (Responde a la pregunta «¿qué hace?»).

(2) Función como papel biológico de una actividad o de un rasgo en las capacidades complejas de un organismo. (Responde a la pregunta «¿cómo se usa?»).

(3) Función como ventaja biológica proporcionada a un organismo en su lucha por la supervivencia y por la reproducción (*fitness*) por ciertos rasgos en comparación con otros alternativos. (Responde a la pregunta «¿cuál es su utilidad?»)

(4) Función como efecto por el cual ciertos rasgos fueron seleccionados en el pasado. (Responde a la pregunta «¿por qué efecto fue seleccionado en el pasado?»).

Así, la función (1) del corazón es contraerse rítmicamente. Su función (2) es bombear sangre. Su función (3) es permitir, junto con todo el sistema circulatorio, que el oxígeno y otros gases sean transportados a las células de forma más rápida que en un sistema de transporte pasivo, como la simple difusión. Su función (4) es el aumento de la eficiencia y poder regulativo en comparación con otras posibilidades, como vasos sanguíneos pulsantes [78] .

Por todo ello, al igual que, según veremos, sucede con otros conceptos centrales de la biología (especie, gen, etc.), lo más adecuado es adoptar una actitud pluralista y admitir que existen

diversos sentidos del término «función», todos ellos igualmente legítimos. Kitcher (1993/2003), por ejemplo, ha defendido que la propuesta de Cummins podría considerarse como complementaria, y no opuesta, al enfoque etiológico. En un sentido parecido se expresa Barry Maund (2000), quien además compara el enfoque etiológico y el de Cummins con el concepto aristotélico de función (muy cercano, en su opinión, al de Cummins). Por su parte, Godfrey-Smith (1993/1998 y 1998, pp. 14-20) considera que, en realidad, hay dos tipos distintos de funciones que cumplen su papel correspondiente en las explicaciones científicas, lo que él llama «funciones Wright» y «funciones Cummins». Las primeras explican la existencia de un rasgo atendiendo a sus efectos y a la selección natural, mientras que las segundas explican las capacidades de un sistema apelando a los efectos de sus componentes. Pero, frente a lo que piensa Kitcher, Godfrey-Smith cree que no hay ningún modo de unificarlas ni de complementarlas. Es un mero azar que ambas ideas se designen con el mismo término. Tim Lewens (2000), considera incluso que tal pluralidad de sentidos impide al filósofo dar una caracterización que recoja todos los usos de «función» que aparecen en los trabajos de los biólogos (un uso por cierto —según Lewens— mucho menor en aquellos trabajos que aparecen en revistas especializadas que en los informales y divulgativos), con lo cual —y esto seguramente es una conclusión demasiado extrema— el proyecto de analizar conceptualmente este término carece de sentido.

7.3. ¿Es posible eliminar el discurso teleológico de la biología?

Una cuestión debatida profusamente ha sido la de si las explicaciones funcionales pueden ser reducidas a explicaciones causales en las que ya no aparezca la referencia a un fin por realizar. Tal era al menos la pretensión dentro del empirismo lógico, la corriente dominante en la filosofía de la ciencia hasta bien entrados los años 60. Nagel, uno de sus promotores, escribía al respecto: «Un enunciado teleológico de la forma "la función de A en un sistema S de organización C es permitir a S, en el medio E, realizar el proceso P" puede ser formulado más explícitamente así: todo sistema S de organización C y en el medio E realiza el proceso

P; si S [...] no tiene A, entonces S no efectúa P; por lo tanto, S [...] debe tener A. —Y más adelante añade—: A la luz de este análisis, entonces, una explicación teleológica en biología indica las *consecuencias* que tiene para un sistema biológico dado una parte o proceso constituyente; la formulación no teleológica equivalente a esta explicación, por otra parte, enuncia algunas de las *condiciones* (a veces, aunque no invariablemente, en términos fisicoquímicos) en las cuales el sistema persiste en su organización y sus actividades características» (Nagel 1981, pp. 367-9). Consideremos, para ilustrar esta tesis, el siguiente enunciado teleológico: «la función de la clorofila en las plantas —Nagel se refiere sólo a las plantas verdes— es permitir a éstas realizar la fotosíntesis (es decir, formar almidón a partir del dióxido de carbono y del agua en presencia de la luz solar). —Este enunciado, según Nagel, dice lo mismo que estos otros enunciados no ideológicos—: las plantas sólo realizan la fotosíntesis si contienen clorofila», o bien «una condición necesaria para la aparición de la fotosíntesis en las plantas es la presencia de la clorofila. —Expresándolos de la forma extensa que acabamos de exponer, el enunciado diría lo siguiente—: cuando se suministra a una planta agua, dióxido de carbono y luz solar, elabora almidón; si la planta no contiene clorofila, aunque tenga agua, dióxido de carbono y luz solar, no elabora almidón; por tanto, la planta contiene clorofila». No obstante, como el propio Nagel reconoce, esta afirmación de equivalencia entre enunciados teleológicos y no teleológicos no está exenta de dificultades. Por ejemplo, abriría la posibilidad absurda de sustituir las leyes físicas por sus correspondientes equivalentes teleológicos.

Con todo, la pretensión de eliminar el discurso teleológico de la biología ha seguido siendo un objetivo buscado por muchos filósofos, y no sólo los de orientación positivista. Obsérvese que, en última instancia, los análisis que hemos mencionado del concepto de función, y especialmente el de Cummins, son un paso en ese camino. Naturalizan el concepto de función, pero al hacerlo, muestran que para hablar de función no hace falta hablar de fines ni de dirección hacia un fin. Basta con recurrir a procesos causales como la selección natural o como los procesos concretos con los que contribuye un rasgo particular al mantenimiento de todo el organismo.

Parece claro que la preocupación por el uso del discurso teleológico en la biología surge de la asunción de ciertos presupuestos epistemológicos que consideran que la apelación a fines es un recurso que debe ser eliminado sin excusas en una ciencia madura, como fue eliminado ya de la física. Las razones principales de este recelo son básicamente las siguientes creencias (cf. Mayr 1988, p. 40):

1. Las explicaciones teleológicas introducen elementos antropomórficos en la explicación. Es como si se atribuyera a la naturaleza una especie de propósito o deliberación consciente que la lleva a poner los medios adecuados para la consecución de sus fines algo que nos retrotrae a las tesis del vitalismo.
2. El discurso teleológico invierte el orden causal aceptable científicamente, situando en el futuro la causa y en el presente el efecto. (Esta crítica la encontramos ya en el filósofo del siglo XVII Baruch Spinoza).
3. Los enunciados teleológicos no pueden ser contrastados empíricamente. La evidencia de la existencia de un fin se reduce a la operación que se pretende explicar mediante él.
4. La teleología no está más que en la mente del observador. Los organismos, en sí mismos, no llevan la orientación hacia ningún fin [79] .

No obstante, pese a que estas creencias están bastante

extendidas, también son muchos los autores que ven inviable la eliminación de los enunciados teleológicos en favor de enunciados puramente causales y que, por tanto, consideran que el lenguaje teleológico empleado en la biología no es traducible sin pérdidas a un lenguaje del que se haya eliminado toda referencia a un fin. Algunos piensan que, aunque en principio pudiera eliminarse la teleología del discurso biológico, el poder heurístico de la misma, así como su fertilidad predictiva, garantizan que no se eliminará ni ahora ni en un futuro previsible (cf. Ruse 1986 y 2000). Otros consideran que ciertos resultados de la biología actual, especialmente los hallazgos acerca de la adaptabilidad y plasticidad de los organismos, que los mantiene estables frente a cambios medioambientales y genéticos, refuerzan la visión de los seres vivos como orientados hacia un fin —aunque, por supuesto, ese fin sea siempre inmanente— y hacen inevitable explicaciones de tipo teleológico (cf. Walsh 2008).

La discusión sobre el concepto de teleología aplicado a la naturaleza que han mantenido Ernst Mayr y Francisco Ayala ha contribuido en buena medida a clarificar la situación desde una perspectiva naturalista y a disipar así muchos temores ante el uso de las explicaciones teleológicas en biología, pese a que los dos autores mantuvieran sus discrepancias en diversos puntos (cf. Krieger 1998, Mayr 1988, cap. 3 y Ayala 1970). Ambos han argumentado que cabe una teleología sin propósito consciente, que hay procesos naturales orientados a un fin, como la homeostasis fisiológica o el desarrollo ontogenético de los organismos. Mayr y otros prefirieron denominar «teleonomía» a ese tipo de teleología, para alejarla así de las connotaciones vitalistas y ortogenetistas que se fueron adhiriendo con el tiempo al término «teleología». El neologismo «teleonomía» fue introducido por C. S. Pittendrigh en un trabajo de 1958 [80]. Pero los esfuerzos de Mayr y de Jacques Monod no terminaron de conseguir que el término se impusiera, y hay autores, como Ayala y Ruse, que consideran innecesario y confundente el cambio de terminología [81].

La propuesta de Ayala (cf. Ayala 1970 y 1995, y Dobzhansky, Ayala *et al.* 1993, pp. 497-502) consiste en distinguir entre una teleología artificial o externa y una teleología natural o interna. La *teleología artificial* o *externa*, sería la propia de las acciones

intencionadas conscientes, es decir, aquéllas cuyo fin ha sido anticipado por el agente. En tal sentido un cuchillo o un coche son productos de dicha teleología. Es propia de las acciones humanas, pero según Ayala puede darse en grado menor en otros animales. Por su parte, la *teleología natural* o *interna* no resulta de una intención consciente, sino de un proceso natural (corresponde aproximadamente a lo que Kant llamaba «finalidad interna» en la *Crítica del juicio*). Esta última presenta a su vez dos modalidades:

1. *Determinada o necesaria*: aquélla en que se alcanza un estado final predeterminado a pesar de los cambios que se produzcan en el ambiente en el que se encuentran los organismos. Es propia de los sistemas autorregulados, tales como los procesos homeostáticos, ya sea fisiológicos —mantenimiento de la temperatura en los mamíferos, por ejemplo— o del desarrollo —desarrollo de un embrión—. (La teleología artificial sería siempre determinada).
2. *Indeterminada o inespecífica*: aquélla en que el estado final no está predeterminado, sino que hay varios estados finales posibles. El estado final se alcanza de forma determinista (por eso podemos hablar de teleología), pero cuáles sean las alternativas alcanzadas es algo que puede depender en buena medida del azar. Es la teleología propia de las estructuras constituidas anatómicamente o

fisiológicamente para desarrollar una función determinada. Las adaptaciones de los organismos —ojos, alas, etc.— son el ejemplo canónico.

Presentada de este modo, la teleología interna no tiene por qué generar ningún conflicto con la ciencia contemporánea, ni el discurso teleológico tiene por qué ser visto como un signo de inmadurez epistemológica. Esto, claro está, no ha impedido que periódicamente se publiquen nuevos ataques al concepto y se proponga la eliminación del discurso teleológico. Creo, no obstante, que una buena descripción de la situación actual en este debate es la que ofrece Colin Allen cuando escribe:

> Muchos biólogos y filósofos de la biología contemporáneos creen que las nociones teleológicas son un rasgo distintivo y no eliminable de las explicaciones biológicas pero que es posible proporcionar una visión naturalista de su papel [en la ciencia], […] [L]a corriente principal entre los filósofos de la biología es que las explicaciones basadas en la selección natural son las que mejor dan cuenta de la mayor parte de los usos de las nociones teleológicas en biología. [Se trata de explicaciones de la forma siguiente:] *la función o funciones de un rasgo explican causalmente la existencia o el mantenimiento de dicho rasgo en una determinada población a través del mecanismo de la selección natural*. (Allen 1999)

Así, como hemos apuntado más arriba, cabe explicar la existencia de alas en los pájaros afirmando que su función (su finalidad) es permitir el vuelo y que fueron seleccionadas evolutivamente debido a que el vuelo proporciona ventaja adaptativa (lo cual no excluye que su finalidad inicial fuera otra —la termorregulación— y que fueran inicialmente seleccionadas por la ventaja adaptativa que proporcionaba esa otra función).

Darwin fue un enemigo de la teleología antropomórfica en biología y de la idea del diseño divino, pero en cierto modo reconoció que las explicaciones que acudían a la selección natural

eran teleológicas. En una carta a su amigo el botánico americano Asa Gray afirma que le es grata la observación hecha por Gray de que su obra había permitido unir la morfología y la teleología (cf. Darwin 1959, p. 367). Aunque esto es un asunto controvertido, puede decirse que no es cierto que el darwinismo promueva la desaparición de la teleología en la biología [82]. De hecho, como hemos explicado, una forma de entender actualmente la teleología es interpretándola por medio de la selección natural. «Las explicaciones que hacen referencia a la selección —escribe Lennox (2008, p. 92)— son un tipo particular de explicación teleológica, una explicación en la que las *funciones adaptativas* de un rasgo, *sus consecuencias valiosas*, dan cuenta de su incremento diferencial o su mantenimiento en la población». El darwinismo lo que ha hecho es naturalizar la noción de teleología.

Para entender, por tanto, la verdadera naturaleza de las explicaciones teleológicas deben descartarse dos errores que ya denunciara Nagel: la suposición de que las explicaciones teleológicas sólo son posibles sobre agentes conscientes o productos de dichos agentes y la suposición de que tales explicaciones implican que el futuro influye causalmente sobre el presente (cf. Nagel 1981, p. 35). Ninguno de ambos supuestos es asumido en las explicaciones funcionales de la biología actual, ni cuando se explica, pongamos por caso, la existencia de hemoglobina en la sangre afirmando que su función es transportar oxígeno, el cual a su vez es necesario para el metabolismo celular, ni cuando se explica la posesión de cualquier otro rasgo mostrando que cumple una función adaptativa por la cual fue seleccionado. A diferencia de lo que sucede en ciencias humanas, las explicaciones teleológicas en biología no presuponen propósitos o intenciones de un agente. Cualquier organismo, por carente de consciencia que sea, es capaz de llevar a cabo una serie de procesos fisicoquímicos homeostáticos, procesos que están dirigidos a un fin: el mantenimiento constante de su medio interno. Y en cuanto a la inversión del orden causal, ya en Aristóteles las causas finales eran entendidas como principios de inteligibilidad inmanentes, no como causas eficientes actuando exteriormente y desde el futuro (cf. Ayala 1970, Krieger 1998 y Walsh 2008). Mayr (1988), por su parte, afirma al respecto que el fin está en el programa que gobierna el proceso o la conducta, no en

el futuro. Las explicaciones teleológicas son, por tanto, explicaciones que, aunque no sean por completo reducibles a explicaciones causales (a explicaciones fisicoquímicas por ejemplo), no son incompatibles con ellas.

En resumen, las explicaciones teleológicas son indispensables a efectos prácticos en la biología, especialmente cuando se trata de explicar el funcionamiento de estructuras o mecanismos complejos, como es la regulación por parte del hígado del nivel de glucosa en la sangre. Lo cual no excluye que el avance de los conocimientos vaya haciendo posible la eliminación de algunas de ellas, comenzando por las menos complejas; pero, como escribe Rosenberg (1985, p. 64), si queremos tener predicciones en tiempo real y explicaciones inteligibles en biología, seguiremos necesitando de las descripciones teleológicas, ya que «más allá de cierto nivel de complejidad organizativa la cantidad total de tiempo requerido para amasar los datos sobre los valores de los parámetros y variables no-teleológicos podría exceder la cantidad de tiempo que emplea en ocurrir el evento predicho».

7.4. ¿Hay progreso en la evolución?

Una cuestión diferente, en la que no entraremos, es si la selección natural misma debe ser entendida como un proceso teleológico, es decir, si está encaminada a un fin (*goal-directed*). El estado de opinión generalizado entre los biólogos actuales que han considerado el tema es que no es así[83]. Nótese que cabe afirmar que la *función* de un rasgo es producir un efecto beneficioso para el organismo (que aumenta su eficacia biológica), y que por ello ha sido seleccionado por la selección natural, y negar al mismo tiempo que la selección natural se dirija hacia un fin predeterminado. Dawkins (1993, p. 26) ha dado expresión a esta opinión con su impactante estilo:

> La selección natural, el proceso automático, ciego e inconsciente que descubrió Darwin, y que ahora sabemos que es la explicación de la existencia y forma de todo tipo de vida con un propósito aparente, no tiene ninguna finalidad en mente. No tiene mente ni imaginación. No planifica el

> futuro. No tiene ninguna visión, ni previsión, ni vista. Si puede decirse que cumple una función de relojero en la naturaleza, ésta es la de relojero ciego.

Sin embargo, directamente relacionado con este asunto está el más interesante de si puede hablarse de progreso a lo largo de la evolución, entendido éste como un cambio orientado hacia un estado considerado desde algún punto de vista como mejor o más deseable, aunque no funcione de ningún modo como un *telos* (cf. Castrodeza 1988a, Ruse 1996 y Rosslenbroich 2006). Ésta es una cuestión en la que los filósofos de la biología y los propios biólogos han estado divididos. Mientras que Stephen Jay Gould ha sido muy crítico con la idea de un progreso evolutivo, Edward O. Wilson ha sido un claro defensor. Wilson considera que hay un sentido en que la evolución es indudablemente progresiva, y es que conduce a un aumento de la biodiversidad, lo que para él representa un valor positivo. Esto presupone, claro está, que dicha biodiversidad no sólo es «mejor» desde un punto de vista subjetivo o meramente humano, sino intrínsecamente «mejor». Y es justo en la dificultad que hay para caracterizar algo así desde planteamientos científicos donde se encuentra el escollo principal de esta afirmación. La idea de un valor intrínseco y no meramente instrumental no tiene cabida en la ciencia contemporánea (cf. Rosenberg y McShea 2008, cap. 5). Darwin mismo mantuvo una actitud oscilante en su vida acerca de la existencia de un progreso en la evolución, aunque su posición original fue la de rechazar la idea, fundamentalmente porque no creía que pudiera especificarse claramente y menos aún probarse empíricamente. En *El origen de las especies* escribe al respecto:

> La selección natural actúa exclusivamente por medio de la preservación y acumulación de variaciones que son beneficiosas en las condiciones orgánicas e inorgánicas a las que cada criatura está expuesta en todos los periodos de su vida. El resultado final es que toda criatura tiende a mejorar cada vez más en relación con sus condiciones. Esta mejora conduce inevitablemente a un progreso (*advancement*) gradual de la organización del mayor número de seres vivos en todo el mundo. Pero aquí entramos en un tema muy intrincado, pues los naturalistas no han definido a la

> satisfacción de todos qué se quiere decir por un progreso (*advance*) en la organización. (Darwin 1872, p. 97)

Y una página después, tras hacer constar que en la actualidad existen también organismos de estructura muy primitiva, añade:

> En nuestra teoría, la existencia continuada de organismos inferiores no ofrece dificultad alguna, pues la selección natural, o la supervivencia de los más eficaces (*fittest*), no incluye necesariamente desarrollo progresivo (*progressive*); sólo se aprovecha de las variaciones cuando surgen y son beneficiosas para cada criatura bajo sus complejas relaciones de vida.

Por otra parte, aunque aceptar la existencia de progreso evolutivo no compromete necesariamente con la tesis más fuerte de que ese progreso se dirige hacia un fin predeterminado y que, por tanto, la evolución es un proceso teleológico, no ha sido extraño entre los defensores del progreso evolutivo el mostrarse partidarios de alguna tendencia intrínseca, de alguna fuerza unidireccional, que guíe ese progreso. Algo así como si ciertas leyes desconocidas garantizaran que las cosas han tenido que ir en cierta dirección y no en la contraria. Y esto es, de nuevo, una propuesta sumamente cuestionable desde el punto de vista de la ciencia actual.

El candidato más popular entre los biólogos partidarios de la idea de un progreso evolutivo para ser considerado como el resultado de dicho progreso es el aumento de la complejidad [84]. George L. Stebbins (1969) ha sido un defensor destacado de esta propuesta [85]. Se supone que los organismos vivos primitivos eran mucho más simples que los más simples de la actualidad (bacterias o arqueas). Se supone también que los organismos más complejos (aves, mamíferos) han sido los últimos en aparecer. Hay razones, por tanto, para pensar que ése es el camino que necesariamente toma la evolución de la vida y que, en el futuro, si ninguna catástrofe lo impide, la evolución proporcionará organismos cada vez más complejos.

En 1995 John Maynard Smith y Eörs Szathmáry publicaron bajo el título de *The major transitions in evolution* un libro que ilustra como pocos este aumento evolutivo de la complejidad [86]. En él se

nos dice que, aunque no pueda considerarse el progreso hacia una mayor complejidad como una ley universal de la evolución, ya que «desde el lado teórico, no hay ninguna razón por la que la evolución por selección natural deba conducir a un aumento de la complejidad, —con todo—, el sentido común sugiere que al menos algunos linajes han llegado a ser más complejos» (Maynard Smith y Szathmáry 1997, pp. 4 y 5). Los pasos o fases fundamentales en este proceso de aumento de la complejidad habrían sido los siguientes: (1) de las moléculas replicantes a las poblaciones de moléculas en compartimentos, (2) de los replicadores independientes a los cromosomas, (3) del ARN como gen y enzima al ADN y las proteínas (aparición del código genético), (4) de los procariotas a los eucariotas, (5) de los clones asexuales a las poblaciones sexuales, (6) de los protistas a los animales, plantas y hongos (aparición de la diferenciación celular) (7) de los individuos solitarios a las colonias (aparición de castas no reproductivas), y (8) de las sociedades de primates a las sociedades humanas (aparición del lenguaje).

Es indudable que una descripción como ésta tiene un peso considerable como evidencia en favor del progreso evolutivo. Sin embargo, el asunto es controvertido. En primer lugar, está la cuestión espinosa de cómo definir la complejidad, un concepto más escurridizo de lo que parece. Hay quien la identifica con la heterogeneidad, con la variabilidad o diversidad, pero no es la única caracterización posible, y la discusión está lejos de haberse cerrado (cf. Rescher 1998, McShea 1998 y Godfrey-Smith 1998a). En segundo lugar, incluso aceptando que en la evolución se hubiese producido siempre un incremento de la complejidad, esto podría deberse a un mero efecto producido por el hecho de que la vida ha de comenzar de la forma más simple posible. Si se comienza con la máxima simplicidad, los cambios subsecuentes deben conducir por regla general, aunque no siempre, a un aumento de la complejidad, ya que hay una barrera por debajo de la cual ya no es posible la vida. Una barrera que debe estar muy cercana a las bacterias actuales. Es como si un borracho comenzara a andar dando tumbos al azar desde una pared en la que estuviera apoyado. Después de muchos tumbos, lo más probable es que termine alejado de la pared, y, en todo caso, la pared le impide ir más atrás de donde ella

se sitúa (cf. Davies 1999(25), pp. 216-221). Gould lo describe gráficamente:

> Por razones relacionadas con la química del origen de la vida y con la física de la autoorganización, los primeros seres surgieron en el límite inferior de la complejidad retenible e imaginable de la vida. Llamémosle el «muro izquierdo» de una arquitectura de la complejidad. Dado el mínimo espacio existente en el registro fósil entre esta pared y el modo bacteriano inicial, sólo cabe una dirección para el incremento futuro: hacia la derecha, hacia una mayor complejidad. (Gould 1994, p. 57).

Según esto, el aumento de la complejidad a lo largo de la evolución no debe ser interpretado como una tendencia progresiva global, sino como resultado de que cambios aleatorios que aumentan la variabilidad, pero comenzando en un estadio de gran simplicidad, conducen inevitablemente, a largo plazo y en general, a una mayor complejidad. En tercer lugar, cabe objetar que no es cierto que la evolución haya ido encaminada siempre a un aumento de la complejidad. Los parásitos y algunos microorganismos han ido más bien aumentando su simplicidad con el tiempo por razones adaptativas. E igualmente ha pasado con aquellos organismos que han perdido órganos o funciones por adaptarse a un ambiente donde no se necesitan (pérdida de ojos en topos o animales cavernícolas). Todo parece indicar que en condiciones completamente favorables para un organismo, condiciones en que el ambiente no plantee retos y proporcione al organismo todo lo que necesite (algo que raramente se da en la naturaleza, pero que a veces lo hace, como por ejemplo en torno a las chimeneas de las fosas oceánicas), estos tienden a la simplificación o al estancamiento, no a la complejificación. Por otra parte, organismos aparentemente más complejos que otros en ciertas características, pueden ser más simples en otras, de modo que resulta difícil hacer un balance general y medir la complejidad de forma global. No debemos olvidar, además, que los vertebrados, y los mamíferos en particular, que suelen ser vistos como los organismos más complejos, son sólo una pequeña parte del árbol evolutivo, que ha seguido produciendo numerosas ramas entre los organismos más

simples, como las bacterias. Finalmente, si entendemos la complejidad como heterogeneidad o diversidad, entonces habría más bien que concluir, al menos según Gould, que la vida presenta hoy menor complejidad que la que tenía durante la «explosión del Cámbrico», al menos a la luz de los fósiles de Burgess Shale, que indican que en aquel entonces se dio una mayor diversidad de planes corporales de los que hubo después. «La historia de la vida —escribe Gould— es una narración de eliminación masiva seguida de diferenciación en el interior de unos cuantos *stocks* supervivientes, no el relato convencional de un aumento constante de excelencia, complejidad y diversidad» (Gould 1991, p. 20)[87]

Otro candidato importante que ha sido propuesto como meta de un supuesto progreso evolutivo ha sido la «adaptabilidad». Sus principales defensores han sido Theodosius Dobzhansky y, más recientemente, Richard Dawkins. La vida presentaría, según esta tesis, un progreso evolutivo en la medida en que los seres vivos están cada vez mejor adaptados a sus ambientes. El problema con esta propuesta es que no está nada claro que pueda establecerse de forma objetiva esa mejor adaptación general de los organismos. Se puede, con dificultades, establecer la mejor adaptación de un individuo o un grupo en un determinado ambiente frente a otros de la misma especie pero ¿tiene sentido hablar de la mejor adaptación de una especie frente a otra? ¿O del mejoramiento de la adaptación de una especie en general, sabiendo que pueden darse cambios radicales en el entorno?

Darwin se mostró en ocasiones favorable a la idea de que la lucha por la supervivencia conducía a un progreso en la adaptación de un organismo a su ambiente y a una mejora organizativa en los organismos. No obstante, la posición quizás más representativa en la paleontología actual, pese a que algunos padres de la teoría sintética se expresaron de otro modo (e. g. Dobzhansky, Mayr y Simpson) y a que los libros de texto emplean a menudo la noción, es la de no comprometerse en absoluto con un progreso en la evolución hacia ningún objetivo concreto, y mucho menos si este progreso se entiende como programado, necesario o dirigido (lo que Mayr designa como «teleología cósmica»). Es más, para muchos, ni siquiera cabe hablar de progreso desde un punto de partida pero sin un fin determinado. Digamos que, crea en su fuero interno cada

biólogo lo que crea al respecto, el discurso sobre el progreso ha quedado desterrado como impropio de la ciencia (cf. Ruse 1996, p. 448). A lo sumo podría hablarse de un progreso limitado y concreto: el de la adaptación de una especie a un cambio en el entorno. «La selección natural —escribe de nuevo Gould, que en esto coincide con la ortodoxia— […] es un principio de adaptación local, no de progreso general» (Gould 1994, p. 55). Lo que pueda parecer progresivo en unas circunstancias particulares, puede volverse perjudicial o inútil si las circunstancias cambian lo suficiente. En caso de un cambio radical del ambiente, de un gran cambio climático, por ejemplo, los mamíferos, por mucho que nos parezcan más progresivos evolutivamente que los demás organismos, tendrían menos oportunidades de sobrevivir que las modestas bacterias. Nuestra inteligencia, que para muchos es el culmen del progreso biológico, puede terminar siendo en realidad una mala apuesta evolutiva si, como parece muy posible, termina llevando a los seres humanos a su extinción, ya sea por una guerra de proporciones terribles o por un exhaustivo deterioro de los recursos naturales. De modo que cualquier percepción de progreso biológico será siempre algo limitado a unas circunstancias muy concretas y variables. No hay vencedores definitivos, ni «organismos superiores» en sentido absoluto. Y, por otro lado, toda tendencia en un sentido u otro será siempre contingente, sin continuidad garantizada. Si trasladamos esto a las especies, no puede afirmarse que haya especies más adaptadas que otras en un sentido absoluto. Una bacteria puede estar tan bien adaptada a su ambiente como un mamífero al suyo.

Finalmente, es difícil aceptar que haya progreso en la evolución cuando sabemos lo que ésta ha dependido en ocasiones de contingencias puramente azarosas, como la extinción masiva de los dinosaurios debido al impacto de un gran meteorito (si es que realmente fue de ese modo). Después de los procesos de extinción masiva, los organismos que sustituyen a los desaparecidos no son más complejos ni mejores en ningún sentido preciso; simplemente han tenido más suerte y han podido ocupar nichos ecológicos que han quedado vacíos.

Pero, como dijimos antes, el asunto no está cerrado. Algunos biólogos de prestigio no están en absoluto de acuerdo con esta

posición por extendida que esté entre sus colegas y, ciertamente, es difícil evitar que una cierta percepción de progreso, por imprecisa que sea, predomine en muchas descripciones populares y divulgativas de la evolución biológica, en particular cuando se considera al ser humano y al resto de los mamíferos frente a los primeros organismos unicelulares. Muy posiblemente esta dificultad para rechazar esta visión intuitiva es lo que llevó a Dobzhansky, inmediatamente después de reconocer que no hay una definición precisa de progreso evolutivo, a escribir lo siguiente: «Considerando la evolución del mundo viviente en su conjunto, desde la hipotética sustancia primigenia autoreproductiva hasta las plantas superiores, los animales y el hombre, no puede evitarse el reconocimiento de que ha ocurrido un progreso, o un avance, o un crecimiento, o un ennoblecimiento» (Dobzhansky 1983, p. 396). En su extenso estudio sobre las relaciones entre la teoría de la evolución y la idea de progreso, que lleva como significativo título Desde la mónada al hombre, Michael Ruse (1996) concluye que el pensamiento evolucionista no sólo es hijo de la idea de progreso, sino que ha funcionado, al menos en el nivel popular, como una ideología justificativa de su existencia, sustituyendo hoy día en dicha función en la mente de muchas personas a la religión.

8
Los reduccionismos y sus razones

8.1. Modalidades del reduccionismo

Cuando se habla de reduccionismo en biología de lo que se trata básicamente es de establecer qué relación guarda esta ciencia con disciplinas más fundamentales como son la química y la física. La discusión puede enfocarse desde el lado *ontológico* (qué clase de entidades son los seres vivos y qué relaciones guardan con las entidades de las que se ocupa la física y la química) o desde el *teórico* (cómo conectar las explicaciones y teorías sobre fenómenos vitales con explicaciones y teorías de tipo fisicoquímico).

El *reduccionismo ontológico* —también designado como «fisicalismo»— mantendría que todos los aspectos y propiedades de los seres vivos son exclusivamente el producto de la interacción de sus componentes funcionando de acuerdo con las leyes fisicoquímicas. En otras palabras, los seres vivos son sólo un tipo especialmente complejo de objetos físicos; son de la misma naturaleza material que las entidades inorgánicas. Están, pues, sometidos a las leyes de la física y de la química, y no hay nada en su constitución o su conducta que vaya en contra o más allá de esas leyes. En la práctica, este reduccionismo ontológico sostiene que las propiedades de los seres vivos proceden, en última instancia, de las propiedades de sus componentes moleculares. De ahí que las disciplinas fundamentales dentro de la biología sean la biología molecular y la bioquímica. El reduccionismo ontológico es, como puede verse, una forma de materialismo. La vida no es algo que transcienda a las entidades estudiadas por la física y por la química. No existe ningún tipo de entidad ajena a éstas a la que atribuir las peculiaridades que podamos encontrar en los fenómenos biológicos. Todo fenómeno biológico se realiza mediante un determinado proceso fisicoquímico, por complejo que éste sea.

La posición contraria, el antirreduccionismo ontológico, que ha

sido designada también como «holismo ontológico», mantiene que las propiedades de los seres vivos no pueden obtenerse como la mera suma de las propiedades fisicoquímicas de sus componentes. Hasta prácticamente el comienzo del siglo XX el antirreduccionismo u holismo ontológico tomó habitualmente la forma de vitalismo. El vitalismo afirmaba que lo peculiar de los seres vivos frente a otros entes naturales es la posesión de algún principio espiritual o inmaterial que escapa a cualquier análisis puramente fisicoquímico. Tal principio fue denominado «entelequia» por Hans Driesch, utilizando así un viejo término empleado por Aristóteles para otros fines. El filósofo francés Henri Bergson lo denominó «*élan vital*» (impulso vital) en su libro de 1911 *La evolución creadora*. No obstante, el vitalismo choca frontalmente con los desarrollos de la biología en el último siglo, especialmente en genética, en bioquímica y en biología molecular, por lo que es una filosofía abandonada. Eso ha hecho que el reduccionismo ontológico sea la posición absolutamente dominante entre científicos y filósofos.

A su vez, el *reduccionismo teórico* o *epistemológico* es la tesis según la cual las explicaciones de los fenómenos biológicos pueden y deben realizarse siempre acudiendo a factores explicativos pertenecientes a niveles más básicos. Por ejemplo, la posesión de ciertos rasgos fenotípicos debe explicarse acudiendo al nivel genético; o determinadas funciones realizadas por una célula deben explicarse acudiendo a mecanismos bioquímicos. Esto implica que los conceptos propios de la biología son definibles en términos de esos otros niveles más básicos. Asimismo, las leyes de la biología, caso de que las hubiera, serían derivables de leyes correspondientes también a esos otros niveles básicos. En última instancia, para el reduccionismo teórico estricto, el nivel explicativo final debe ser el fisicoquimico, el nivel macromolecular del que se ocupa la bioquímica y la biología molecular. El reduccionista teórico considera que ésta es la posición lógica si se asume el reduccionismo ontológico. Rosenberg —quien con el tiempo se ha ido pasando a las filas de este tipo de reduccionismo— llega a afirmar que asumir el reduccionismo ontológico sin hacer lo propio con el teórico es una posición en «equilibrio inestable», en la cual «nadie puede permanecer mucho tiempo», y, más contundentemente, lo califica de «dualismo insostenible»

(Rosenberg 2006, pp. 7 y 21). Por otra parte, estos intentos de reducir unas teorías a otras de nivel más fundamental, cuando han tenido éxito, han hecho avanzar la ciencia en el pasado, y podrían propiciar grandes progresos teóricos futuros. Recuérdense los casos de la reducción de la mecánica galileana a la newtoniana, o de la reducción de la termodinámica a la mecánica estadística, o de la explicación física de la formación de los enlaces químicos. Quizás las dificultades para lograr de forma efectiva la reducción teórica sean enormes, pero si los fenómenos biológicos vienen fijados en última instancia por fenómenos fisicoquímicos, debería ser posible en algún momento futuro de la investigación conseguir conectar ambos niveles mediante las explicaciones científicas correspondientes.

Así pues, cuando el reduccionista teórico dice que las explicaciones en biología pueden reducirse a explicaciones físicas, no se pretende que tal cosa sea posible en la práctica, sino sólo en principio. Como aclara Elliott Sober, «la "explicabilidad en principio" significa que una física idealmente completa sería capaz de explicar todos los fenómenos biológicos. "Explicabilidad en la práctica" quiere decir que podemos explicar todos los fenómenos biológicos con la física de que actualmente disponemos» (1996a, p. 56). Es evidente que la explicabilidad en la práctica está fuera de nuestro alcance. Pero aun cuando el reduccionismo teórico no sea factible aquí y ahora, si admitimos el reduccionismo ontológico, haciendo lo que parece sensato de acuerdo con la ciencia actual, hemos de admitir —según sus defensores— su posibilidad futura, cuando la ciencia haya alcanzado un desarrollo teórico mucho mayor del que ahora tiene. Por otra parte, incluso aunque se acepte la explicabilidad en principio de las tesis biológicas en términos fisicoquímicos, eso no debe conducir a dictar normas metodológicas acerca de cómo realizar en la actualidad las investigaciones biológicas. «Aun cuando la biología fuese en principio reductible a la física, ello no significaría que la mejor manera de hacer avanzar nuestro conocimiento actual de los problemas biológicos fuese pensando en *quarks* y espacio-tiempo» (Sober 1996a, p. 57).

El antirreduccionismo teórico ve de nuevo las cosas de otro modo. Según tal posición, hay fenómenos biológicos que sólo pueden ser explicados si se contemplan globalmente, en un nivel

que les es propio, sin recurrir a factores explicativos de más bajo nivel que afecten a sus componentes. Las explicaciones pertenecientes a ámbitos fisicoquímicos no pueden ni podrán en el futuro dar cuenta de todos los fenómenos biológicos, por la sencilla razón de que hay explicaciones biológicas que no son analizables en explicaciones de nivel más básico. El enfoque antirreduccionista teórico ha tenido y sigue teniendo particular fuerza en la ecología y en la biología evolucionista, mientras que los planteamientos reduccionistas están más arraigados en la bioquímica, la biología molecular y la genética.

Una de las razones principales que se ha dado para defender el antirreduccionismo teórico es lo que se conoce como la *realizabilidad múltiple*, es decir, la tesis según la cual las propiedades o las categorías biológicas suelen venir ejemplificadas o realizadas por una disyunción de estructuras físicas y no por una estructura única. No se da, pues, en todos los casos una correspondencia unívoca entre las estructuras físicas y las biológicas, como veremos en el capítulo 11 que sucede en el caso del gen**(26)**. La realizabilidad múltiple no niega que todo proceso biológico obedezca en cada circunstancia concreta a procesos fisicoquímicos subyacentes, lo que niega es que pueda establecerse una identidad entre tipos de procesos biológicos y *tipos* de procesos fisicoquímicos. La relación entre unos y otros es, en este caso, de uno a muchos: un mismo tipo de procesos biológicos, como el de ser un rasgo dominante, puede venir dado por procesos fisicoquímicos muy diversos. Por supuesto, el reduccionista pensará a su vez que este problema no es más que una dificultad debida a nuestras limitaciones cognitivas actuales, pero que una ciencia más desarrollada podrá resolverlo algún día. Sin embargo, muchos fenómenos biológicos requieren de una explicación en términos evolutivos, de modo que, para entender su funcionamiento, debemos recurrir a las funciones por las cuales ciertos aspectos de esos fenómenos fueron seleccionados en el pasado evolutivo de una especie. Para el antirreduccionista epistemológico, es muy dudoso que este tipo de explicaciones, que apelan a ciertos hechos históricos y al proceso de selección natural, y, por tanto, a la noción de adaptación, puedan ser vertidas alguna vez en términos puramente moleculares (cf. Rosenberg y McShea 2008, p. 115).

Quizá la mejor forma de articular en términos actuales el reduccionismo ontológico es interpretarlo mediante la noción de *superveniencia*. Así lo hace, por ejemplo, Sober. Él define la superveniencia del siguiente modo: «un conjunto de propiedades P superviene a partir de otro conjunto de propiedades Q precisamente cuando las propiedades Q de un objeto determinan cuáles son sus propiedades P, pero no a la inversa» (Sober 1996a, p. 130). Con esta noción se aclara lo que sostiene en esencia el reduccionismo ontológico: «Decir que un organismo es un objeto físico es decir que todas sus propiedades supervienen a partir de sus propiedades físicas» (Sober 1996a, p. 131). El reduccionismo ontológico en biología asumiría por tanto la tesis de que las propiedades biológicas son propiedades supervinientes con respecto a las fisicoquímicas.

Lo cierto es que, aunque Sober estima que la superveniencia es una forma de fisicalismo, la caracterización más conocida del concepto de superveniencia es la de Jaegwon Kim, y éste la efectuó de modo que no diera por sentado el fisicalismo reductivo. Kim pretendió que el concepto de superveniencia no se comprometiera con la tesis de que el universo es en última instancia un sistema completamente físico y nada más que físico, y que toda propiedad se reduce, por tanto, a propiedades físicas. Sí defendió, no obstante, un «fisicalismo mínimo» para el que las propiedades supervinientes dependen de las propiedades físicas, las cuales tienen primacía ontológica. Según Kim, un dominio de fenómenos superviene a partir de otro dominio si no es posible encontrar ninguna diferencia en el nivel superviniente sin que haya también alguna diferencia en el nivel más bajo sobre el que se superviene (pero no a la inversa) (cf. Kim 1978). Dicho de forma más precisa, se dice que un conjunto de propiedades A superviene sobre otro conjunto de propiedades B si no hay ningún par de cosas que siendo diferentes en sus propiedades A no lo sean también en sus propiedades B. O aún en otras palabras, si dos fenómenos tienen las mismas propiedades físicas, tienen también las mismas propiedades supervinientes, pero esas propiedades supervinientes podrían proceder sin embargo de propiedades físicas muy diferentes. Todo cambio o diferencia en el nivel superviniente requiere, pues, un cambio o diferencia en el nivel inferior, si bien una igualdad de

propiedades en el nivel superviniente no exige igualdad de propiedades en el nivel inferior[88]. Esto puede ejemplificarse muy bien con las propiedades mentales y las propiedades físicas, que es el caso específico para el que fue formulada la tesis de la supeveniencia. Las propiedades mentales, según Kim, sobrevienen a las propiedades físicas de un cerebro, ya que es concebible que las mismas propiedades mentales sean productos en diferentes casos de diferentes procesos físicos —y en un hipotético futuro sean incluso producto no de cerebros biológicos, sino de cerebros artificiales, de comportamiento físico muy distinto—, en tanto que cualesquiera procesos cerebrales que desplieguen las mismas propiedades físicas poseen *eo ipso* las mismas propiedades mentales. Con respecto al tema que nos ocupa, diremos entonces que si dos universos estuvieran sometidos a las mismas leyes fisicoquímicas, su biología sería también la misma, aunque no necesariamente a la inversa.

Para Kim, como decimos, la superveniencia es consistente tanto con el reduccionismo como con el antirreduccionismo ontológico (cf. Kim 1996, p. 223). De hecho, ha sostenido que en el problema mente-cuerpo la tesis de la superveniencia de lo mental sobre lo físico es compatible con el fisicalismo reduccionista de tipos que identifica propiedades mentales con propiedades físicas; con el funcionalismo, que evita el reduccionismo haciendo de las propiedades mentales propiedades de tipo funcional realizadas físicamente; con el emergentismo, que estima que lo mental surge cuando se dan ciertas propiedades físicas y no otras, pero sin que se pueda reducir a dichas propiedades; e incluso con el dualismo cartesiano que separa lo mental de lo físico como realidades independientes (cf. Kim 1998).

En todo caso, el concepto de superveniencia permite mantener un cierto reduccionismo ontológico débil sin necesidad de comprometerse con el reduccionismo teórico o epistemológico. Permite afirmar la primacía ontológica del mundo físico sin que ello obligue presuponer que todas las propiedades sean reductibles a propiedades físicas o que las teorías físicas hayan de ser la base de toda la ciencia. En tal sentido, intenta escapar a los problemas que presentó el proyecto neopositivista de una ciencia unificada y asentada en la física, así como a las dificultades de todo reduccionismo ontológico radical. Precisamente, la ventaja del uso

de la noción de superveniencia es, como escribe William Seager (2000, p. 481), que «permite que lo físico sea ontológicamente básico, pero no exige implausiblemente que esta primacía se vea reflejada directamente en nuestras teorías». Podría hasta decirse que la noción de superveniencia encaja más bien con el antirreduccionismo teórico, puesto que, si se admite como cierta, se explica entonces fácilmente la realizabilidad múltiple en los fenómenos biológicos: un mismo tipo de fenómenos que presenten ciertas propiedades supervinientes puede venir dado por una disyunción de propiedades fisicoquímicas subyacentes.

Como corolario de todo lo expuesto hasta el momento se sigue que el reduccionismo ontológico y el reduccionismo teórico son posiciones independientes y, por tanto, se puede aceptar uno sin aceptar el otro. Habrá científicos que crean que no hay más realidad que la realidad física y que, pese a ello, piensen que cada ciencia discurre por un nivel explicativo que, por las razones que sea (complejidad, limitación de nuestra inteligencia, acción causal desde los niveles superiores sobre los inferiores, etc.), permanecerá siempre con algún grado de autonomía. Por otro lado es imaginable —como apunta Brandon (1996, p. 201)— un científico que, por razones religiosas o filosóficas, considere que hay una realidad diferente a la física, por ejemplo una realidad espiritual, y que, sin embargo, piense que su tarea como científico le exige buscar siempre la manera de conectar cualquier explicación de un fenómeno con explicaciones más básicas centradas en los aspectos físicos. Probablemente muchos científicos creyentes piensan de ese modo.

Otros autores añaden a éstos un tercer tipo de reduccionismo: el metodológico (cf. Ayala y Dobzhansky [eds.] 1983, pp. 10 y ss., y Dobzhansky, Ayala, Stebbins y Valentine 1993, pp. 485 y ss.). El *reduccionismo metodológico* intenta señalar cómo debe realizarse la investigación en biología. A diferencia del reduccionismo teórico, su orientación es eminentemente práctica. Según dicho reduccionismo los problemas biológicos han de investigarse siempre estudiando los procesos subyacentes, los niveles más bajos de complejidad. La genética, por ejemplo, debería comprender la herencia en términos del comportamiento y estructura de las moléculas que intervienen en los procesos de transmisión genética de caracteres. Lo opuesto al

reduccionismo metodológico sería el *composicionismo*, según el cual los organismos han de ser estudiados como un todo y no sólo las partes que lo componen, ya que importa mucho su organización. Entre los biólogos —tal como lo ven estos autores—, estaría extendido un reduccionismo metodológico moderado. Se trataría de estudiar cualquier fenómeno biológico, siempre que sea posible, utilizando el método analítico, yendo a los niveles inferiores de organización, pero sin descartar en otras ocasiones una metodología composicionista como complemento. Ambas metodologías tendrían un valor heurístico[89].

En muchas ocasiones cuando se habla de reduccionismo a secas, lo que suele estar en discusión es si las teorías biológicas pueden derivarse (ahora o en el futuro) de teorías fisicoquímicas. Si la biología molecular y la bioquímica, por ejemplo, son la base última de toda teoría biológica. Es decir, la cuestión más debatida es la del reduccionismo teórico o epistemológico. Uno de los problemas que presenta, sin embargo, este tipo de reduccionismo es que no hay una caracterización precisa y ampliamente aceptada de cuándo podemos decir que una teoría ha quedado reducida a otra. Los intentos de E. Nagel así como los de Kemeny y Oppenheim por ofrecer tal caracterización fueron blanco de objeciones poderosas, y las alternativas más recientes no parecen despertar un consenso suficiente (cf. Klee 1997(27), cap. 5 y Sarkar 1998).

No debe olvidarse, por otra parte, que los ejemplos tomados de la física que los defensores del reduccionismo teórico suelen aducir en favor de sus tesis han sido también contestados en la literatura reciente. Así, la afirmación de que la química ha sido reducida a la mecánica cuántica olvida que la química cuántica no pude derivarse directamente de la ecuación de Schrödinger y que la función de ondas no puede representar adecuadamente a las moléculas. Igualmente, la afirmación de que la termodinámica ha sido reducida a la mecánica estadística olvida que la termodinámica puede ser aplicada a sistemas físicos cuya constitución microfísica es muy dispar y que el problema de explicar la asimetría temporal en los procesos termodinámicos permanece abierto (cf. Silberstein 2002).

8.2. ¿Es reductible la genética mendeliana a la genética molecular?

El debate sobre el reduccionismo en biología ha tenido un caso particularmente ilustrativo sobre el que se han centrado muchos de los argumentos en liza: se trata de la posibilidad de reducir el ámbito teórico de la genética mendeliana o clásica a la genética molecular (ver glosario). ¿Puede identificarse el gen mendeliano con el gen tal como lo entiende la biología molecular? ¿Puede ofrecerse una explicación en términos puramente moleculares de conceptos claves de la genética mendeliana como «dominante» y «recesivo», como «epistasia», etc.?

Este problema fue analizado detenidamente por Philip Kitcher (cf. Kitcher 1991). Para determinar si la genética clásica ha sido reducida a la genética molecular, como a veces se había sostenido (v. g. Schaffner 1969 y 1993), Kitcher desglosa la posición reduccionista en tres tesis que, de ser correcto el reduccionismo, deberían haberse cumplido de hecho:

(R1) La genética clásica contiene leyes generales sobre la transmisión de genes que pueden servir como conclusión de las derivaciones reductoras.

(R2) El vocabulario distintivo de la genética clásica (predicados como «A es un gen», «A es dominante con respecto a B») puede ser ligado al vocabulario de la biología molecular mediante principios-puente.

(R3) Una derivación de los principios generales acerca de la transmisión de genes a partir de los principios de la biología molecular explicaría por qué son válidas (en la medida en que lo son) las leyes de la transmisión genética.

Según Kitcher, sin embargo, estas tres tesis son falsas. Es importante resaltar que lo que está aquí en discusión no es una cuestión ontológica, sino epistemológica. Tanto los reduccionistas

como los antirreduccionistas contemporáneos —repitámoslo— coinciden en un fisicalismo básico.

(R1) es falsa porque no existen en realidad leyes generales de la transmisión de genes. Las llamadas «leyes (o reglas) de Mendel» (que no fueron, por cierto, formuladas explícitamente por Mendel) no tienen validez general. La primera ley es la ley de segregación o de la herencia particulada, y afirma que los factores pares que afectan a un fenotipo (alelos, en el lenguaje actual) se segregan de forma independiente y sólo uno se transmite a cada gameto, de modo que cada progenitor contribuye con un solo factor (alelo) de cada *locus*; esto implica que los organismos diploides (ver glosario) forman gametos haploides con la mitad de la dotación genética cada uno de ellos. La segunda es la ley de distribución o combinación independiente y afirma que los diferentes factores que afectan a diferentes características se recombinan aleatoriamente en los gametos con independencia unos de otros, es decir, los genes de cada *locus* se segregan con independencia de los genes de otros *loci* **[90]**

Kitcher se centra en la segunda ley. Es bien conocido el hecho de que no cumple de forma universal. Si dos alelos están muy cercanos en el mismo cromosoma, es muy improbable que se dé recombinación entre ellos, y, por tanto, se transmiten juntos. Es más, hay casos en que los dos cromosomas homólogos enteros se transmiten conjuntamente. Digamos de paso que tampoco la primera ley se cumple de forma universal. La denominada «*deriva meiótica*» es precisamente el fenómeno por el cual cierto alelo está representado en más de un 50% de los gametos producidos por los heterocigotos que lo portan. Tal fenómeno puede observarse, por ejemplo, en *Drosophila melanogaster*, en aquellos individuos portadores del «gen distorsionador de la segregación». En algunos hemípteros (chinches) la determinación del sexo masculino viene dada por la ausencia de un cromosoma en el espermatozoide implicado en la fecundación, de modo que el macho sólo porta un cromosoma materno y ninguno paterno, en contra de lo que establece la primera ley. Kitcher cree que la falsedad de (R1) es fundamentalmente lo que convierte al reduccionismo en una postura inviable.

Por su parte, (R2) exige que existan principios-puente que

conecten la genética clásica con la biología molecular. Estos principios deberían tener la forma siguiente:

$$(x)\ (x \text{ es un gen} \leftrightarrow Mx)$$

Esta fórmula significa que para toda entidad x, x es un gen (en el sentido de la genética clásica) si y sólo si Mx, siendo «Mx» un enunciado acerca de ciertas propiedades de x expresado en el lenguaje de la biología molecular. El problema es, según Kitcher, que no existe tal enunciado. En el capítulo dedicado al concepto de gen constataremos, en efecto, que no hay ninguna caracterización dentro de la biología molecular que permita definir mediante condiciones necesarias y suficientes el concepto clásico de gen. La mayoría de los genes están constituidos por ADN, pero no todos. Por otra parte, no puede decirse qué fragmentos de ADN serán siempre un gen. Si se afirma, por ejemplo, que un gen será el trozo de ADN que está entre un codón de iniciación y otro de finalización de la transcripción, caracterizados molecularmente, bastaría con considerar el caso hipotético de una serie de mutaciones que introdujera dentro de un alelo un codón de finalización y otro de reinicio de la transcripción. En tal caso, esta afirmación nos llevaría a concluir que estamos ante dos genes, cuando en realidad lo más apropiado sería decir que seguiríamos teniendo un gen aunque posiblemente incapaz de dar un producto viable **[91]** Pero además, se olvida que no todos los genes se transcriben en ARNm. Hay genes reguladores, como el operón de la lactosa (*E. coli*) que no se transcriben, sino que regulan la transcripción, inhibiéndola o permitiéndola. En resumen, «desde un punto de vista molecular, los genes no se distinguen por ninguna estructura común» (Kitcher 1991, p. 557).

Finalmente, Kitcher rechaza también (R3), ya que, aunque (R1) y (R2) fueran correctas, la derivación de las leyes de la transmisión genética a partir de principios de la biología molecular no explicaría dichas leyes. La segunda ley de Mendel, por ejemplo, no quedaría explicada por saber de qué están hechos los cromosomas. La meiosis no pertenece a una clase natural de procesos que sea identificable molecularmente **[92]**

Esto no quiere decir, sin embargo, que la biología molecular no

pueda contribuir en nada a la clarificación y explicación de las cuestiones tratadas por la genética clásica. El proceso de replicación de los genes así como las diversas causas de las mutaciones han sido fenómenos que sólo han alcanzado una explicación satisfactoria a través de la biología molecular. La biología molecular ha permitido clarificar conceptos empleados por la genética mendeliana, e incluso ha introducido modificaciones dentro de ellos, como, por ejemplo, la distinción entre distintos tipos de mutaciones y el establecimiento de que algunas pueden no tener ningún efecto sobre el fenotipo. Pero esta extensión explicativa de la genética clásica no implica que ésta tenga que ser formulada como una conjunción de leyes ni que todos los enunciados acerca de los genes tengan que derivarse de enunciados acerca de moléculas. Sólo ciertos problemas específicos de la genética clásica son susceptibles de esta derivación. Un concepto teórico tan central en la genética clásica como el de «dominancia» de un alelo sobre otro no tiene, por ejemplo, una explicación única en términos moleculares. Son diversas las circunstancias bioquímicas que pueden conducir al efecto designado como «dominancia» en la genética clásica. No es sorprendente por ello que se haya llegado a sostener que el concepto de dominancia debe ser abandonado en la biología contemporánea, ya que, de hecho, ha desaparecido de la genética molecular (cf. Falk 2001) [93].

Así pues, según Kitcher, el reduccionismo fuerte es falso. Ahora bien, es frecuente también ver defendido un reduccionismo débil según el cual la biología molecular proporciona una *extensión explicativa* de las otras ciencias biológicas. El antirreduccionismo correspondiente diría que hay niveles autónomos de explicación biológica, que las divisiones habituales entre disciplinas biológicas no obedecen a nuestras limitaciones cognitivas, sino que son un reflejo de los niveles de organización de la naturaleza. Este antirreduccionismo puede ir un paso más allá y negar incluso que la explicación tenga que fluir desde la biología molecular hacia las otras disciplinas. Es decir, puede mantener que descripciones de alto nivel pueden servir para explicar ciertos fenómenos en los niveles más fundamentales de la biología molecular, siguiéndose así el orden explicativo inverso al que el reduccionista insiste en recurrir como única alternativa posible. Kitcher opina que un

antirreduccionismo tal está apoyado por la práctica habitual de separar diferentes campos dentro de la biología [94].

No todos, sin embargo, se han mostrado convencidos por los argumentos de Kitcher y de otros antirreduccionistas. Es indudable que estos argumentos contribuyeron a crear un amplio consenso entre los filósofos de la biología en contra del reduccionismo teórico, y particularmente en contra de la posibilidad de reducir la genética mendeliana a la genética molecular. Pero ha habido también disidentes y su número e influencia parece crecer en los últimos años.

Para empezar, ante el rechazo de (R1) por parte de Kitcher, el reduccionista puede replicar que la reducción de la genética clásica a la genética molecular no exige que haya leyes universales en ninguno de esos dos niveles teóricos. Si para poder sostener el reduccionismo teórico fuera ineludible la existencia de leyes universales en la teoría reducida, y dado que la existencia de tales leyes no suele ser aceptada en biología, el asunto no habría necesitado de ninguna discusión adicional. Habría bastado con hacer referencia a esta convicción extendida para descartarlo como una posición inviable. Sin embargo, las cosas no son tan simples, como señalan Rosenberg y McShea, para el reduccionista «basta con que haya generalizaciones aproximadas, con excepciones conocidas, con tal de que podamos derivarlas, así como a sus excepciones y limitaciones, de "leyes" [esto es, de generalizaciones] más fundamentales de la biología molecular» (Rosenberg y McShea 2008, p. 105). En último extremo, y puesto que el reduccionista postula como ciencia reductora fundamental a la física, sería esta ciencia la única a la que habría que exigirle leyes capaces de utilizarse en el proceso de reducción, si es que se han de considerar imprescindibles las leyes en dicho proceso.

Ya hace tiempo que C. Kenneth Waters, en un artículo significativamente titulado «Por qué el consenso antirreduccionista no sobrevivirá al caso de la genética mendeliana clásica» (Waters 1990), sostuvo que, en realidad, tal como ven el asunto los biólogos profesionales, esa reducción que los filósofos consideran inviable en buena medida se está consiguiendo. Waters escribe:

> Cuando hemos aprendido más acerca de la naturaleza molecular de los genes mendelianos hemos descubierto que

> no todos funcionan por medio del mismo mecanismo. Algunos genes funcionan transcribiéndose en segmentos de ARN que codifican para polipéptidos. Otros funcionan regulando la transcripción de genes vecinos. Además, aunque todos los genes mendelianos son segmentos relativamente cortos de ADN (o quizás de ARN), sus estructuras más finas varían con su función. Por tanto, cualquier definición del gen mendeliano en términos de estructura molecular fina será disyuntiva.
>
> Aunque no estoy en disposición de insistir en que la biología molecular proporciona ya los medios para completar una definición disyuntiva *en términos de estructura molecular*, sí creo que los elementos para tal definición empiezan a encajar. (Waters 1990/1994, p. 407).

Si esto es cierto, entonces el rechazo de (R2) por parte de Kitcher puede ser seriamente cuestionado. No obstante, quizás Waters muestra aquí un exceso de confianza, ya que es discutible si una definición disyuntiva de este tipo vale como una auténtica definición de gen o si, por el contrario, es un reconocimiento de que el gen mendeliano no es una estructura unitaria y, por tanto, no puede ser reducido a una definición molecular[95] Volveremos sobre esto en el capítulo 11.

En lo que, sin embargo, hay que darle la razón a Waters es en que, por muchas que sean las objeciones de los filósofos, la opinión extendida entre los científicos es que, de alguna forma, la genética molecular consigue explicar los procesos y mecanismos que subyacen a los fenómenos descritos por la genética mendeliana, aunque para ello tenga que recurrir a mecanismos diversos en relación a lo que, desde el punto de vista mendeliano, es un fenómeno unitario. Si, como hemos dicho, no existe una explicación única para dar cuenta del fenómeno de la dominancia de un alelo sobre otro, sí pueden darse explicaciones diversas en el nivel molecular que permitan comprender en cada caso por qué es el alelo que llamamos dominante el que tiene efecto sobre el fenotipo y no lo tiene el alelo recesivo. Puede establecerse que un alelo recesivo es simplemente aquél que no es funcional, esto es, que no da lugar de forma correcta a la proteína correspondiente, y, a continuación, cabe intentar determinar cuáles son las causas

bioquímicas que llevan a esa pérdida de funcionalidad, aunque éstas pueden ser muy distintas en cada caso[96]. Este tipo de conexiones concretas, para casos y contextos determinados, entre procesos biológicos y procesos moleculares constituyen en la práctica investigadora cotidiana logros reduccionistas que son sumamente valorados por los biólogos y que los antirreduccionistas no pueden negar, aunque no los consideren suficientes para sustentar el reduccionismo teórico. De ahí que no carezca en absoluto de interés la propuesta de Waters de desviar el foco de atención de los aspectos lógico-semánticos de la cuestión (deducción de leyes, conexión del significado de los términos, etc.) y desplazarlo a la práctica profesional de los propios biólogos (cf. Waters 2008).

Que éste es el estado de opinión general entre los biólogos, es algo que ha defendido también con énfasis Sahotra Sarkar, otro filósofo de la biología que discrepa del consenso antirreduccionista:

> Al menos a nivel celular, los intentos de explicar el comportamiento biológico, caracterizado en el nivel molecular, sobre la base de la estructura de las macromoléculas han tenido un éxito notable [...]. Una consecuencia de esto ha sido la emergencia del reduccionismo físico como el *ethos* dominante en buena parte de la biología contemporánea: la búsqueda de una reducción fuerte o física (es decir, de una explicación en el nivel molecular) ha llegado a dominar los programas de investigación biológica en todas las áreas de la biología. (Sarkar 1998, p. 140)

¿Se puede decir entonces que existe un amplio consenso antirreduccionista entre los filósofos y un amplio consenso reduccionista entre los biólogos? Si fuera así, sería una circunstancia bastante extraña y, desde luego, preocupante para los filósofos. En realidad, la aparente discrepancia en este punto se debe con toda probabilidad a que los primeros suelen tener en mente una idea más estricta de lo que significa la reducción de teorías. Como hemos visto en el caso de Kitcher —y esto es algo que proviene de los análisis sobre el reduccionismo realizados por los empiristas lógicos—, la reducción implica la posibilidad de conectar

deductivamente las leyes de una teoría con las de la otra, así como la de definir unívocamente los términos de una en los de la otra. Es claro, sin embargo, que por las razones ya expresadas esta exigencia puede resultar excesivamente rigurosa para su aplicación a la biología. Los biólogos, en cambio, tienden a considerar como reducción una conexión, de carácter informal en muchas ocasiones y contextual en su validez y aplicabilidad, entre dos ámbitos teóricos en principio independientes. Así, sea cual sea la opinión mayoritaria entre los filósofos, el caso es que la biología molecular ha conseguido que se entiendan mejor las causas que provocan diversos fenómenos descubiertos y estudiados por la genética clásica. Es legítimo, por tanto, que los biólogos piensen que la primera, de alguna forma, engloba y fundamenta a la segunda. Si los filósofos son reacios a llamar a esto «reducción» no parece que eso sea algo que les inquiete demasiado. Por otro lado, es importante no olvidar que, aún existiendo un estado de opinión favorable al reduccionismo epistemológico entre muchos biólogos, éstos son también perfectamente conscientes de sus límites actuales. No son pocos los que defenderían la importancia de un enfoque interdisciplinar para la explicación de los fenómenos biológicos, incluso de aquéllos cuyas bases moleculares son mejor conocidas.

9
El concepto de especie

La pretensión de clasificar a los seres vivos de acuerdo con distintas categorías, incluidas unas dentro de otras, de modo que sabiendo el lugar de un organismo en la clasificación pueda obtenerse información sobre el mismo, ha sido una de las preocupaciones centrales de la biología a lo largo de su historia, y puede remontarse al menos hasta Aristóteles. La parte de la biología que se ocupa de ello se llama Taxonomía («Taxis» en griego significa «orden»).

La clasificación de los seres vivos realizada por Aristóteles tuvo, con variaciones menores, una vigencia de más de veinte siglos, hasta que fue revisada y sustituida por la que elaboró el naturalista sueco Carl von Linné (más conocido como Linneo) en la décima edición (1758) de su *Sistema de la naturaleza*, publicado inicialmente en 1735.

El sistema de Linneo sigue siendo el utilizado por los biólogos actualmente, aunque difieran en las atribuciones concretas que Linneo hiciera de muchos organismos a ciertos grupos y en los métodos para hacerlas. Dicho sistema se basa en la distinción entre diferentes categorías taxonómicas. Los taxones principales en la versión actual de este sistema son: especie, género, familia, orden, clase, filo y reino. De acuerdo con la jerarquía establecida, las especies se agrupan en géneros, los géneros en familias, las familias en órdenes, las órdenes en filos, y los filos en reinos. La especie, que es la categoría más baja, se designa anteponiendo en mayúscula el término que se utiliza para designar el género en que dicha especie está incluida. Veámoslo con el ejemplo del ser humano (en la página siguiente).

La categoría de especie ha sido desde entonces la categoría principal en la clasificación de los seres vivos y la que ha generado más discusión. «No hay quizás otro problema en biología —escribe Mayr— sobre el que haya tanta disensión como sobre el problema de la especie» (Mayr 2004, p. 171). En realidad, para hacer las cosas

más complejas, no hay «un» problema con respecto al concepto de especie, sino que son dos los tipos de problemas que han surgido en torno a dicho concepto; un primer tipo de problemas es de orden filosófico y el otro es de orden biológico. Los problemas filosóficos se centran en el estatuto ontológico de las especies y responden básicamente a las siguientes cuestiones: ¿Son las especies agrupaciones convencionales (como sostiene el convencionalismo) o son categorías reales (como dice el realismo)? ¿Son géneros naturales (clases), o son individuos? En cuanto a los problemas biológicos, el foco de atención ha sido el de cómo definir «especie» y si es posible encontrar una definición única de este concepto o hemos de conformarnos con la diversidad de definiciones que encontramos en la literatura al respecto. ¿Hay un criterio que sea mejor que cualquier otro para clasificar los seres vivos en especies diferentes?

Reino	• Animal
Filo	• Cordados
Subfilo	• Vertebrados
Clase	• Mamíferos
Subclase	• Euterios (o Placentarios)
Orden	• Primates
Suborden	• Haplorrinos
Familia	• Homínidos
Género	• *Homo*
Especie	• *Homo sapiens*

9.1. Los problemas filosóficos en torno al concepto de especie

Un problema filosófico fundamental que se plantea con respecto a la división de los seres vivos en especies —y lo mismo cabría decir con respecto a las otras categorías taxonómicas— es el de si se trata

de una división natural o, por el contrario, es puramente convencional. En otras palabras, ¿hay algo en la naturaleza que obligue a clasificar a todos los tigres en una especie y a todos los gatos en otra, o podríamos haberlos clasificado de otro modo; juntos, por ejemplo, o distinguiendo diversos grupos entre ellos según el número de pelos en el bigote? La decisión de separar gorilas de chimpancés, o chimpancés de bonobos, en especies distintas y, en cambio, no separar en especies distintas a un gusano de seda y a la mariposa que sale del capullo que éste crea, ¿es una decisión arbitraria, meramente conveniente para ciertos propósitos? ¿O, por el contrario, es una decisión de la que cabe discutir acerca de su corrección o incorrección a la luz de ciertos datos objetivos? ¿Existen en la naturaleza, y particularmente en el mundo vivo, sólo individuos que podemos clasificar a nuestra conveniencia, como mantuvo el nominalismo clásico y el convencionalismo, o existen también grupos o clases de individuos cuyas barreras son puestas por la propia naturaleza y no por los seres humanos? ¿Tiene sentido preguntarse si hay realmente
9000
especies de aves en lugar de
20 000,
o esto es algo que sólo está sujeto a un acuerdo entre los ornitólogos?

Si la clasificación en especies fuera convencional, entonces dependería exclusivamente de los seres humanos, en función de sus intereses, decidir qué es lo que se va a considerar como una especie y qué organismos caerán bajo ella, y no habría ninguna base objetiva en la naturaleza que sustentara tal decisión como más correcta que otra posible. El convencionalismo sobre las especies sostiene precisamente esto. La agrupación de individuos en especies es convencional y relativa a los intereses humanos, ya sean cognitivos o prácticos. Cualquier otra agrupación distinta de la que actualmente aceptan los biólogos sería posible y tendría la misma legitimidad dentro de su contexto. El realismo sobre las especies sostiene, por el contrario, que las especies son reales, esto es, que hay algo en la naturaleza que obliga a esa clasificación y no permite otras alternativas. Esto implica que hay ciertas barreras naturales entre unas especies y otras y que tales barreras están basadas en

propiedades subyacentes. En tal sentido, nuestra clasificación en especies, por utilizar la conocida expresión platónica, «corta la naturaleza por sus junturas». Es una clasificación que no creamos o construimos, sino que descubrimos en la propia naturaleza cuando la observamos con detenimiento. La clasificación de individuos en especies refleja, por tanto, una división real y eso quiere decir que sólo puede haber una clasificación correcta de las especies biológicas, la que recoja esa división real.

Entre estas dos posturas, caben actitudes intermedias que acepten un cierto grado de convencionalismo manteniendo, sin embargo, un realismo de base. Que, siendo convencionalistas, admitan ciertas restricciones impuestas por la realidad a las infinitas clasificaciones posibles. O bien, que admitan el realismo para las especies, pero no para los taxones superiores. Linneo puede ser considerado como un realista, ya que pensaba que las especies se caracterizaban por rasgos objetivos que compartían todos sus miembros. En cambio Buffon era un convencionalista que sólo aceptaba como reales a los individuos y consideraba arbitrarios sus agrupamientos en especies. Darwin también se inclinaba más bien por el convencionalismo. En *El origen de las especies* escribe: «En estas observaciones se verá que considero el término especie como dado arbitrariamente, por mor de la conveniencia, a un conjunto de individuos que se parecen mucho los unos a los otros, y que no difiere esencialmente del término variedad, que es dado a formas menos precisas y más fluctuantes. El término variedad, a su vez, en comparación con las meras diferencias individuales, se aplica también de forma arbitraria, por mera conveniencia» (Darwin 1872, p. 42)[97]. El gradualismo evolucionista parece, al fin y al cabo, más compatible con el convencionalismo que con el realismo, aunque bien pudiera ser que esto sea sólo una impresión superficial. Mientras que Hugo de Vries y sus seguidores mutacionistas fueron convencionalistas, algunos de los darwinistas más destacados han sido y son realistas. En la actualidad, y sobre todo desde el desarrollo de la Teoría Sintética de la Evolución, muchos biólogos suelen mostrarse como realistas sobre el concepto de especie, si bien se declaran convencionalistas con respecto a otros taxones. El problema con estos taxones superiores para ser considerados como reales en el mismo sentido que las especies sería su falta de

cohesión interna (cf. Mayr 1988, p. 355). En el manual de biología evolucionista dirigido por Peter Skelton encontramos claramente reflejada esta posición:

> Las especies contemporáneas pueden ser consideradas como entidades naturales discretas, aun cuando pueda haber algunos problemas prácticos en su reconocimiento. ¿Pueden ser concebidos los taxones superiores también como entidades *naturalmente discretas*? No. Aunque diferentes especies pueden ser agrupadas sobre la base de su similitud (morfológica, genética o de otro tipo) para formar un grupo natural, no existe ningún criterio consistente para decidir cómo debe ser de inclusivo cada grupo. Los humanos, los chimpancés y los gorilas, por ejemplo, forman un grupo natural, reconocido hoy como la familia Hominidae, pero la decisión de trazar la línea en cierto punto y excluir a los orangutanes, que están menos emparentados, es arbitraria. De modo que los taxones superiores están definidos arbitrariamente en sus límites [...]. (Skelton [ed.] 1996, p. 513)

Como crítica del nominalismo o convencionalismo, y, por tanto, como evidencia en favor del realismo de las especies, se suele citar el hecho de que los nativos de Nueva Guinea, que viven en una cultura de la edad de piedra, distinguen las mismas especies de pájaros que viven en su entorno que las que distingue la taxonomía actual (cf. Mayr 1988, p. 317). Es más, en algunos casos, como el del parásito que produce la malaria y su dependencia del mosquito *Anopheles*, los organismos vivos pueden reconocer diferencias entre especies que a los científicos les ha llevado tiempo reconocer, pero que finalmente han quedado establecidas. Esto debe significar, por tanto, que nuestra división en especies se corresponde con algo que objetivamente se da en la realidad. ¿Cómo explicar esta sorprendente coincidencia si las especies fueran sólo una construcción convencional? Las especies deben tener —concluyen los realistas— una existencia independiente de nuestros esquemas conceptuales y de nuestras tradiciones culturales. Ahora bien, si las especies son reales y no meramente convencionales, ¿por qué resulta tan complicado ponerse de acuerdo en una definición única

de especie? ¿Cómo es que la aplicación de ciertos criterios de clasificación nos da un número determinado de especies y otros criterios nos dan especies distintas y no coincidentes en muchos casos, sin que parezca que los datos empíricos puedan dirimir definitivamente la cuestión? Cierto es que la existencia real de las especies no implica que deba ser fácil encontrar una definición del concepto, ni que ésta deba ser única. El pluralismo es compatible con el realismo. Podría haber distintas maneras de clasificar en especies a los seres vivos y, aún así, todas ellas podrían dar lugar a agrupaciones no arbitrarias y con fundamento real. Pero es asimismo comprensible que este pluralismo haya sido utilizado por los antirrealistas para sustentar su tesis de que no existen las especies, o por decir mejor, que la especie no es una categoría taxonómica que separe a los individuos en grupos con existencia real. Si el pluralismo no implica el antirrealismo, sí que el antirrealismo parece tener como consecuencia lógica al pluralismo.

Un segundo problema filosófico que se ha discutido también y que está relacionado con el anterior, aunque no es equivalente, es el de si las especies son clases o géneros naturales (*natural kinds*), o si, por el contrario, son individuos. Las clases son agrupaciones de objetos no restringidas espacio-temporalmente. La clase de todas las muestras de oro incluye a todo objeto formado por átomos de oro en cualquier lugar del Universo y en cualquier momento del tiempo. Incluso aunque, por algún accidente cósmico, desaparecieran todas las muestras de oro que hay en el Universo, el oro se seguiría definiendo por sus propiedades atómicas, fundamentalmente por el número de protones en su núcleo o número atómico. En palabras de Ruse, «lo fundamental de una clase natural es que sus propiedades existen a perpetuidad como los objetos matemáticos» (Ruse 1987, p. 229). Los individuos, en cambio, sí tienen esa restricción; están localizados en el espacio y en el tiempo. Y en esto las especies biológicas se parecerían más a los individuos que a las clases naturales[98]. Las especies, como los individuos, son entidades históricas. Si en un planeta lejano existiera un animal en todo similar a nuestros caballos, no lo consideraríamos pese a ello como perteneciente a la misma especie (*Equus ferus caballus*), porque sencillamente no desciende de nuestros caballos. Las especies de nuestro planeta son exclusivas de nuestro planeta, y si se encontrara

vida en otros, sus organismos nunca podrían ser agrupados dentro de nuestras especies, porque no guardan ninguna conexión causal con ellas. Nótese que se puede ser un realista con respecto a las especies tanto si se asume que son clases de individuos como si se asume que son individuos. En el primer caso, sin embargo, se trata de un realismo más fuerte, ya que no sólo se admiten como reales a entidades individuales, sino también a las clases.

Aunque nunca hubo unanimidad al respecto (cf. Richards 2010), el concepto tradicional, predarwiniano, de especie aceptado por muchos naturalistas era un concepto tipológico que presuponía que las especies eran clases o géneros naturales caracterizados por una serie de propiedades esenciales. La similitud entre los organismos de una especie se debería a que comparten la misma esencia o las mismas propiedades esenciales. El esencialismo predominante consideraba, por tanto, que las especies son clases naturales definidas por su esencia. Habría un conjunto de propiedades necesarias y suficientes para atribuir cada individuo a cada especie, de modo análogo a como podemos atribuir una sustancia elemental a un elemento determinado de la tabla periódica en función de su número atómico. Los elementos químicos han sido considerados habitualmente como el ejemplo más claro de clase natural. Las especies formarían una clasificación tan nítida y objetiva como la que hoy reconocemos en los elementos de la tabla periódica. La posesión de ciertas propiedades esenciales situaría a cada organismo dentro de una especie, como el número atómico permite situar a un átomo dentro de la clasificación de elementos químicos. Éste fue un modo habitual de entender las especies en la biología durante mucho tiempo, si bien, es discutible que pueda atribuirse a Aristóteles en sus obras biológicas, como ha sido habitual hacer. Es el modo en que las entendió Linneo, al menos al comienzo de su carrera[99]. Sin embargo, esta posición esencialista comenzó a entrar en crisis a partir de la aceptación amplia de la teoría de Darwin. Si las especies evolucionan, si cambian gradualmente, si tienen una existencia histórica, si sus integrantes están relacionados entre sí no (sólo) por su similitud, sino por sus relaciones históricas de parentesco, por su genealogía, es difícil creer que puedan ser caracterizadas por una serie de propiedades esenciales, que, por principio, se considera inmutable.

El concepto biológico de especie, que, como veremos, en su formulación actual fue propuesto por Theodosius Dobzhansky y por Ernst Mayr para encajar con una visión poblacional y evolucionista, y que concibe la especie como una comunidad de reproducción, está ligado a la idea de que las especies no son clases, sino entidades naturales concretas, poblaciones reales (cf. Mayr 1996, p. 263). En cambio, el esencialismo, como nos recuerda Elliott Sober, mantiene que las clases naturales se pueden definir mediante propiedades que poseen todos los miembros de esa clase y sólo ellos (propiedades necesarias y suficientes). Pertenecer a una clase natural es, pues, algo que tiene que ver con la posesión de ciertas propiedades, no con tener cierta historia. Y esto es algo que choca con una visión evolucionista de las especies biológicas.

Para ver por qué el esencialismo es una concepción equivocada de las especies biológicas —explica Sober (1996a)—, debemos examinar la práctica de los propios sistemáticos. A excepción de los feneticistas [...], los biólogos no piensan que las especies estén definidas en términos de semejanzas fenotípicas ni genéticas. Los tigres tienen rayas y son carnívoros, pero un tigre mutante que no presentara esos rasgos seguiría siendo un tigre. Salvo que tenga lugar un acontecimiento de especiación, los descendientes de tigres son también tigres, independientemente de cuánto se parezcan a sus progenitores. Paralelamente, si descubriéramos que otros planetas poseen formas de vida que surgieron independientemente de la vida en la Tierra, esos organismos alienígenas serían clasificados bajo nuevas especies, independientemente de cuánto se parecieran a las formas de la Tierra. Los tigres marcianos no serían tigres, aun cuando también tuvieran rayas y fueran carnívoros. Las semejanzas y diferencias entre organismos constituyen datos que se usan para determinar si pertenecen o no a la misma especie, pero una especie no se *define* por un conjunto de rasgos. En pocas palabras, los biólogos tratan las especies como *entidades históricas* [...]. No conceptualizan las especies como clases naturales. (Sober 1996a, pp. 241-243).

En este texto queda muy claro por qué para algunos, como el propio Sober, las razones para abandonar el esencialismo llevaban igualmente a abandonar la pretensión de que las especies son géneros naturales. Eso dejaba aparentemente dos alternativas

posibles, o bien se asumía el convencionalismo —las especies son sólo clases artificiales o convencionales—, o bien se recurría a una salida casi a la desesperada: las especies no son clases, sino individuos. La tesis de que las especies son individuos desde un punto de vista lógico puede parecer muy extraña en un principio, y sin embargo ha sido defendida por filósofos y biólogos de prestigio; principalmente por Michael Ghiselin (1974) y David Hull (1976 y 1978), pero también por Willi Hennig (1966) y (con matices) por Ernst Mayr; y ciertamente no carece de argumentos en su favor.

Los defensores de las especies como individuos aducen varias características de las especies que son propiedades de individuos y no de clases[100]. En particular, estas características serían fundamentalmente tres:

(I) Tienen una existencia espacio-temporal, esto es, existen en el espacio y en el tiempo, lo que implica que tienen un comienzo y un final. O, dicho de otro modo, los individuos son entidades concretas e históricas; las clases, en cambio, son abstractas y atemporales.

(II) Son susceptibles de cambios. Pueden evolucionar a lo largo del tiempo.

(III) Poseen cohesividad interna. Sus elementos mantienen una estrecha red de relaciones reales, no meramente conceptuales; no están simplemente unidos por compartir ciertas propiedades. (Obviamente, esta cohesividad interna posee grados, y no se da del mismo modo en el seno de una especie que en el de un organismo). Por otra parte, la relación de un individuo con sus

elementos integrantes es una relación de todo/parte, mientras que la relación de un elemento de una clase con la clase es la de pertenencia. La relación de los organismos con las especies no sería, por tanto, la de miembro/clase, sino la de parte/todo, similar a la de un órgano con respecto al propio organismo o a la de las células con respecto al órgano o al organismo.

Para los defensores de esta tesis, una concepción evolucionista de las especies —según la cual éstas son entidades históricas concretas que varían con el tiempo— no se compadece con el esencialismo ni con la visión de las especies como clases. En efecto, si las especies son consideradas como unidades de la evolución, esto requiere que las generaciones de una especie estén espacio-temporalmente conectadas. Por mucho parecido morfológico, genético y comportamental que haya entre dos organismos, no pertenecerán a la misma especie a no ser que pertenezcan al mismo linaje espacio-temporalmente continuo. Un organismo pertenece a una especie por ser parte de un linaje, es decir, por relaciones de herencia, no por sus características intrínsecas. Ahora bien, las clases no sólo pueden agrupar a entidades cuya existencia puede estar muy dispersa en el espacio y en el tiempo (aunque no todas las clases sean así —por ejemplo, la clase de los trajes que usó Felipe II—), sino que (y esto es quizás lo más relevante) ellas mismas son entidades abstractas y no entidades históricas restringidas espacio-temporalmente, con un comienzo y un fin. Por ello, las clases no son susceptibles de evolución, lo que implica que las especies no son clases (cf. Ghiselin 1974, Hull 1978 y Ereshefsky 2002 y, para una discusión crítica, Ruse 1987, Mayr 1988, cap. 20, Kitcher 2003, cap. 5 y Crane 2004).

Si el esencialismo fuera correcto cada especie debería poseer un conjunto de rasgos que estuvieran presentes en todos sus individuos y que a su vez no tuvieran los individuos de otras especies. Además,

tales rasgos deberían existir a lo largo de toda la vida de la especie y no volver a aparecer más (al menos en esa combinación) en otras especies futuras. Todo esto torna bastante implausible la pretensión de que las especies tienen «esencia». La existencia de especies emparentadas y de evolución paralela hace muy difícil que puedan darse rasgos únicos. Pero aunque se dieran, éstos podrían desaparecer en los miembros futuros de una especie debido a mutaciones, a recombinaciones o a la deriva genética. Por otra parte, como señaló Hull, las especies tienen fronteras imprecisas o vagas, algo que no encaja bien con el supuesto de que tienen una esencia.

Daniel Dennett es un autor que ha insistido con vigor en que la adopción del darwinismo conduce al abandono del esencialismo. En su obra *La peligrosa idea de Darwin*, escribe: «Nada lo suficientemente complicado como para tener algún interés real tiene una esencia» (Dennett 1995, p. 201). Las especies, según Dennett, no pueden tener esencia porque no hay modo de atribuirles propiedades esenciales, condiciones necesarias y suficientes para que un individuo pertenezca a dicha especie. Son demasiado complejas, internamente variadas y cambiantes como para ello. Por otro lado, en lo referente a la posesión o no de sus propiedades más peculiares y exclusivas, cabe una amplia tolerancia. Aunque sólo los elefantes tengan simultáneamente trompas y grandes orejas, un elefante que naciera sin esas características por alguna malformación de cualquier tipo no dejaría de ser un elefante. Finalmente, unas especies dan lugar a otras. Este proceso no es inteligible desde posiciones esencialistas ya que, si una especie viene caracterizada por la posesión de ciertas propiedades esenciales, sólo podríamos tener exactamente dos especies completas e íntegras desde el primer momento, con lo que la evolución de una a partir de la otra se vuelve imposible [101].

La defensa de las especies como clases ha estado ligada en muchas ocasiones en el pasado al esencialismo, tal como hemos explicado, pero no tiene por qué ser necesariamente así. De hecho, en la actualidad el esencialismo es rechazado de forma bastante generalizada y, sin embargo, sigue habiendo defensores de la tesis de que las especies son clases. Michael Ruse (1987) ha sostenido que las especies son clases naturales, aunque no porque posean una

esencia común, sino porque —con algunas excepciones— son conjuntos en los que coinciden diversos principios de clasificación. También Kitcher ha rechazado la idea de que aceptar que las especies son clases implique necesariamente que todos los miembros de una especie deban compartir una propiedad determinada (si exceptuamos la propiedad trivial de pertenecer a dicha clase). Kitcher postula un *realismo pluralista*, según el cual las especies son clases realmente existentes de individuos relacionados por «relaciones biológicas interesantes». Esas relaciones pueden ser diversas, de modo que no hay un modo único de generar clasificaciones taxonómicas, sino que éstas dependerán en cierta medida de los intereses de los biólogos. En particular, hay dos enfoques distintos que pueden llevar a clasificaciones distintas sobre las especies: un enfoque centrado en las semejanzas estructurales y un enfoque centrado en las relaciones filogenéticas. Según el pluralismo, ambos son igualmente aceptables y ninguna de las dos clasificaciones que pueden generarse con ellos tiene privilegios absolutos sobre la otra (cf. Kitcher 1984).

Así pues, desde hace unos pocos años, algunos autores han sostenido con respecto a las especies biológicas la tesis de que éstas son clases o géneros naturales, pero sin poseer una esencia en el sentido descrito (cf. Boyd 1999, R. A. Wilson 1999a, Griffith 1999 y Kitcher 2003, cap. 5). Según Richard Boyd, las especies serían géneros naturales entendidos como *agrupaciones de propiedades mantenidas homeostáticamente*. Lo que esto significa es que las especies presentan propiedades que tienden a darse juntas porque hay mecanismos causales subyacentes (cruce e intercambio de genes, constricciones del desarrollo, factores selectivos, etc.) que hacen que se refuercen unas a otras, aunque son mecanismos que permiten las excepciones. Es decir, la posesión de alguna de esas propiedades hace más probable la posesión del resto, si bien pueden darse casos de individuos en los que falten algunas de ellas. En tales casos, es una cuestión teórica, pero *a posteriori*, y no meramente conceptual, determinar si estamos ante un individuo que cae bajo esa clase natural o no. Incluso podrían darse casos racionalmente indecidibles. Esta forma de enfocar el asunto no exige que haya alguna propiedad presente en todos los miembros de una especie y sólo en ellos (no exige una esencia) y, por otra parte, permite su

variación en el tiempo, ya que una agrupación homeostática de propiedades puede preservar su identidad a través de ciertos cambios evolutivos. Sin embargo, ha de enfrentarse con varias dificultades. Según esta caracterización, un individuo aislado sería también una clase natural pues es igualmente una agrupación de propiedades mantenida homeostáticamente. Por otro lado, los polimorfismos dentro de una especie no quedan bien explicados; individuos de una misma especie, pero de distinto sexo o distinta generación, pueden presentar rasgos completamente distintos.

En una versión wittgensteiniana más débil, Massimo Pigliucci considera las especies como agrupaciones de propiedades (fundamentalmente filogenéticas, genéticas y ecológicas) que proporcionan un «parecido de familia» (cf. Pigliucci 2003). El análisis wittgensteinano del término «juego» como un «concepto racimo» (*cluster concept*) puede dar la clave para la disolución del problema que plantea el término «especie». Éste debe ser interpretado también como un término que se refiere a cosas muy distintas que no pueden ser encajadas en un conjunto de condiciones necesarias y suficientes, pero que, aún así, presentan un cierto «parecido de familia». En particular, todas las definiciones en uso se relacionan unas con otras a través de tres factores: las relaciones filogenéticas, la continuidad genética (que incluye la compatibilidad reproductiva) y las similitudes ecológicas. De este modo, «las especies representan un gran racimo de entidades naturales, con bastante independencia de los intereses de los observadores humanos. Este racimo, sin embargo, es difuso, con sus miembros conectados por una densa red de hilos, no todos los cuales pasan a través de todas las instanciaciones del concepto» (Pigliucci 2003, p. 601).

Quizás pueda decirse que en el momento actual la tendencia general parece inclinarse por una solución de compromiso con respecto al primer aspecto que venimos comentando: se suele considerar que las especies son reales, pero que no tienen esencia (cf. Maynard Smith 1987, p. 71). Con respecto al segundo, y en coherencia con lo anterior, la tendencia a considerar las especies como individuos es creciente, aunque requiera aún de ulteriores matizaciones y tenga algunos críticos de relieve (cf. Van der Steen y Kamminga 1991, p. 454, Kitcher y Crane 2004). Una de las

dificultades más claras que debe afrontar esta idea es que las relaciones entre las partes de un individuo son mucho más estrechas y armónicas que las relaciones entre los organismos que componen una especie. El grado de cohesión es mucho mayor en los individuos que en las especies. Como alternativa, la concepción de las especies como clases naturales en el sentido de Boyd gana también adeptos.

No podemos dejar de mencionar también a los que rechazan la dicotomía clase/individuo y consideran que no agota las posibilidades, sobre todo si se entienden las clases de modo esencialista. Para los que piensan así, hay entidades que no son ni clases definidas por la posesión de ciertos rasgos comunes ni tampoco individuos. David Stamos cita el caso de los lenguajes y de las teorías (cf. Stamos 2002). Las especies, por ejemplo, al igual que los lenguajes, son más plásticos que los individuos y presentan una diversidad estructural mayor. Por otro lado, los individuos pueden experimentar cambios importantes (ej. cambios desde el estado embrionario hasta la vejez) sin dejar de ser los mismos, pero esto no está tan claro en las especies (y en los lenguajes). Cuando un individuo muere, muere para siempre, sin embargo, cabe en principio pensar en la recuperación de una especie extinta (para una opinión en contra, véase Hull 1978). Los individuos presentan un alto grado de cohesión entre sus partes —la eliminación de una pequeña parte de la conexión entre el cerebro y la médula espinal en un mamífero lo destruirá— sin embargo, la destrucción de una especie requiere la destrucción de casi todos o todos sus miembros[102].

Frente a la dicotomía clase/individuo, Walter Bock (2000) introduce, entre otras, la metacategoría de «grupos evolutivos». Los grupos evolutivos no tendrían esencia, sino que serían grupos espacio-temporalmente localizados, con un número finito de miembros; pero por las razones ya indicadas, tampoco serían individuos. Una propuesta parecida ya había sido hecha con anterioridad. Mishler y Donoghue (1982) sostuvieron que las especies tendrían una localización espacio-temporal pero en muchos casos carecerían de la cohesión e integración de sus partes suficientes como para ser consideradas como individuos. Un apelativo que sugerían al efecto era el de «entidades históricas».

9.2. La definición de especie en biología

La discusión que acabamos de describir es fundamentalmente filosófica, por mucho que haya sido promovida y concurrida también por biólogos. Pero hay un problema adicional que es más importante desde el punto de vista biológico, a saber: ¿cómo hemos de definir el concepto de especie? ¿Cuál es el significado de este término cuando es empleado por el biólogo en su trabajo ordinario, ya sea en sistemática, en paleontología o en cualquier otra disciplina?

Al igual que vimos que pasaba con el concepto de «vida», no existe una definición de «especie» unánimemente aceptada. Todo lo contrario, se han contabilizado más de veinte, y el número parece seguir creciendo (cf. Mayden 1997). El concepto de especie que cuenta con una mayor aceptación entre los biólogos actuales es el *concepto biológico de especie* —un nombre que no sin fundamento ha despertado recelos por apropiarse del apelativo «biológico» como si los demás conceptos no pertenecieran a la biología—. Aunque pueden rastrearse antecedentes en la obra de biólogos del siglo XVIII y XIX, este concepto fue definido de forma precisa por Theodosius Dobzhansky (1935 y 1937) y desarrollado y perfeccionado por Ernst Mayr (1940 y 1942). Dobzhansky (1935, p. 353) sostuvo que «una especie es un grupo de individuos completamente interfértiles, pero que, debido a sus propiedades fisiológicas (que dan lugar a incompatibilidad de los padres, o a la esterilidad de los híbridos, o a ambas cosas), no pueden cruzarse con otros grupos similares **[103]** ». Por su parte, Mayr (1942, p. 120) define «especie» como un grupo «de poblaciones naturales real o potencialmente interfértiles que están aisladas reproductivamente de otros grupos **[104]**. —En 1970, sin embargo, su definición toma la siguiente forma—: Las especies son grupos de poblaciones naturales interfértiles que están reproductivamente aisladas de otros grupos» (Mayr 1970, p. 12) **[105]**. En esta última, no se recurre a la potencialidad de cruce, quizás debido a la dificultad de determinar cuándo se da tal potencialidad **[106]**. No obstante, la versión más aceptada actualmente de esta definición mantiene la noción de interfertilidad potencial.

Este concepto abandona las ideas tradicionales de que existen

caracteres esenciales y permanentes de las especies, y de que las especies pueden ser definidas (y no meramente distinguidas) por su morfología, y en esto consiste una de sus principales virtudes (cf. Futuyma 1998, p. 449). Ahora bien, es un concepto que presenta diversos problemas de aplicación que han sido repetidamente señalados por los biólogos:

- Para empezar, el concepto, obviamente, es *inaplicable a organismos con reproducción asexual*. Mayr, acepta esta objeción y admite que en este caso habría que basar la clasificación en las diferencias fenotípicas.
- También es *inaplicable a individuos estériles*, como en el caso de los insectos sociales. O se hace de muy difícil aplicación en el caso de individuos con fecundación externa.
- Lleva a la consecuencia extraña de que *dos poblaciones aisladas entre sí, que de hecho no se han reproducido entre ellas, deberían ser consideradas como dos especies distintas*, aunque hubieran permanecido siendo iguales en su morfología (recordemos que Mayr retira lo de «potencialmente»). De hecho, en las plantas, el cruce real entre individuos de una especie puede estar limitado a los pocos que existan en el entorno, ¿diríamos entonces que sólo estos pocos individuos constituyen la especie? El caso

se da igualmente en animales. Hay una especie de cangrejos, *Emerita analoga*, que está constituida por dos poblaciones, una en el hemisferio norte y otra en el hemisferio sur, que no se cruzan nunca y, sin embargo, se considera que pertenecen a la misma especie, dada la similitud morfológica de las dos poblaciones. Lo mismo sucede con la mariposa *Lycaena phlaeas*, con poblaciones aisladas en California, el este de los Estados Unidos y Europa (cf. Ehrlich y Raven 1969). Por otra parte si para remediar esta dificultad, no se retira el término «potencial», o se considera que la interfertilidad es en sí misma una potencialidad o una propensión, también surgen problemas, pues ¿cómo determinar cuándo se da una reproducción meramente potencial en poblaciones reales que nunca se han cruzado y quizás nunca lo hagan? ¿Quizás por la ausencia de mecanismos de aislamiento reproductivo claramente detectables? ¿Quizás porque los individuos de ambas poblaciones pueden cruzarse en condiciones especiales creadas artificialmente? Pero en tales condiciones artificiales pueden cruzarse incluso individuos de algunas especies distintas. Especies que en la naturaleza no se cruzan debido a mecanismos

precigóticos de aislamiento reproductivo son, sin embargo, potencialmente interfértiles, puesto que el ser humano consigue cruzarlas en ciertas condiciones especiales y dan lugar a híbridos fértiles. Tal es el caso de diversas especies de orquídeas. La determinación de esa potencialidad crearía además problemas irresolubles a los taxonomistas debidos a las distancias temporales: ¿cómo decidir, por ejemplo, si una población que ya no existe habría sido potencialmente interfértil con otra actualmente existente?

- El concepto es inaplicable en paleontología, no sirve para clasificar a las especies del registro fósil. Como acabamos de decir, no es posible saber qué poblaciones distanciadas en el tiempo se cruzarían entre sí. Y si, para solventar el asunto, hiciéramos suposiciones acerca de la potencialidad de cruzamiento entre poblaciones temporalmente separadas, el concepto biológico de especie, además de volverse especulativo, daría lugar a clasificaciones distintas a lo largo de una línea filogenética, según tomáramos como individuo de referencia a un organismo u otro situados en momentos distintos del tiempo.
- En la naturaleza las especies no

siempre se identifican con los grupos reproductivamente aislados. Se dan múltiples casos de *hibridación* entre especies, particularmente en plantas, pero también en animales, como es el caso entre coyotes y lobos o entre perros y lobos, o entre ciertas especies hawaianas de *Drosophila* (cf. Skelton 1993, pp. 374-5). En plantas, un caso bien estudiado es el del roble norteamericano. Especies de robles que han permanecido separadas como especies durante millones de años, se cruzan habitualmente sin fundirse por ello en una sola (aunque no falte quien considere que, precisamente porque pueden cruzarse entre sí, todos los robles norteamericanos pertenecen a una única y muy variada especie). Pero, de hecho, el género *Quercus*, al que pertenece el citado roble, incluye también especies más cercanas a nosotros, como la encina y el alcornoque, que también mantienen un flujo genético entre individuos de distintas especies, lo cual da lugar a una gran cantidad de híbridos fértiles. Ésta es una de las razones por las que el concepto biológico de especie no cuenta con tantos apoyos entre los botánicos como entre los zoólogos.

- Finalmente, se ha señalado que el concepto biológico de especie conduciría a clasificar ciertos individuos simultáneamente en especies distintas. En efecto, la relación de interfertilidad (*interbreeding*) no es transitiva. Una población A puede cruzarse con una población B, y ésta a su vez puede cruzarse con una población C, y pese a ello, A podría no ser interfértil con C. Ello implicaría que los miembros de B serían clasificados en dos especies distintas según se considerara su relación con A o su relación con C. Esto es lo que sucede con las *especies en anillo*, como algunas gaviotas del Ártico (ver figura 9.1) y las salamandras californianas. Aunque hay flujo genético entre las poblaciones intermedias, se da aislamiento reproductivo entre las poblaciones de los extremos finales.

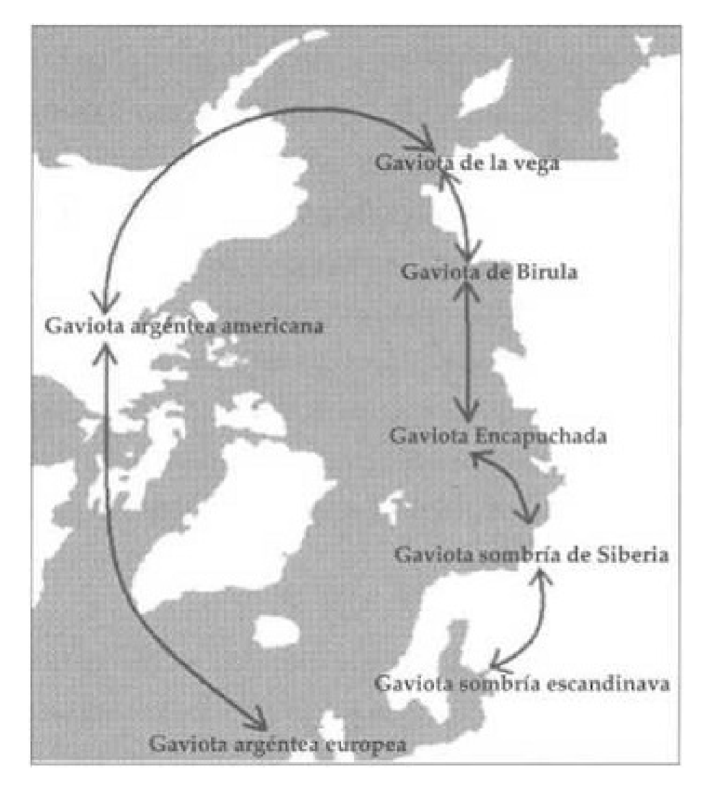


Figura 9.1. Especies en anillo de gaviotas del Ártico.

Un modo de evitar esto es sustituir la idea de interferilidad por la de flujo genético. Aunque A y C no sean interfértiles, por hipótesis, sí cabe en cambio suponer que entre ellas se da un flujo genético a través de B; es decir que un determinado gen podría llegar de A a C y viceversa. No obstante si bien parece lógico pensar que la noción de flujo genético cumple la propiedad transitiva, no cumple necesariamente la propiedad simétrica. La población A puede estar relacionada mediante flujo genético con la población B y también con la C, pero a pesar de ello puede que no haya flujo genético entre B y C; el flujo podría ir sólo en la dirección de A a B y de A a C, pero no al contrario. De nuevo ello conduciría a un solapamiento en la clasificación, ya que los miembros de la población A se clasificarían como especies distintas según se considerara su relación con B o su relación con C (cf. Brogaard 2004). Por otra parte, el flujo genético se da en grados, con lo cual no permitiría una separación tajante entre especies.

Dados estos problemas planteados por el concepto biológico de especie, que ciertamente no son problemas menores, en la década de los setenta comenzaron a surgir alternativas a dicho concepto que intentaron —y en algunos casos consiguieron— captar el apoyo de un buen número de biólogos en diferentes especialidades. Seleccionaremos aquí sólo algunos de los más importantes. En 1976, Leigh van Valen propuso lo que se conoce como «*concepto ecológico de especie*. —De acuerdo con este concepto—, una especie es un linaje (o un conjunto de linajes estrechamente relacionados) que ocupa una zona adaptativa mínimamente diferente de la de cualquier otro linaje de su rango y que evoluciona separadamente de todos los linajes externos a su rango» (Van Valen 1976, p. 235) [107]. Lo que proporciona estabilidad a las especies no es tanto el intercambiar material genético a través de la reproducción, como piensan los partidarios del concepto biológico de especie, sino el compartir los mismos factores ecológicos. Una especie es aquel conjunto de organismos que explota el mismo nicho ecológico. La distinta acción de las fuerzas selectivas en cada nicho ecológico explicaría dicha estabilidad. Obsérvese que la ocupación de un mismo nicho ecológico es una relación transitiva y simétrica, con lo cual se evita el problema que en este punto presentaba el concepto biológico de especie.

Pero también este concepto presenta sus propios problemas. He aquí los principales:

- Es difícil precisar cuándo dos poblaciones ocupan exactamente una misma zona adaptativa (cf. Sober 1996a, p. 256).
- Las zonas adaptativas no están separadas de forma nítida en la naturaleza. El concepto de zona adaptativa no es muy preciso.
- Hay especies distintas que ocupan zonas adaptativas similares.
- Como señala Mayr (1996, p. 271), en casi todas las

especies que tienen una amplia extensión, hay poblaciones que ocupan nichos ecológicos distintos a las demás.

- En algunas especies, como los halcones, los dos sexos ocupan nichos distintos. En otras, los diferentes estadios del desarrollo de un mismo organismo ocupan nichos distintos, por ejemplo, un organismo con una fase larvaria planctónica y una fase adulta bentónica.
- No es posible separar nítidamente a los organismos de su entorno (cf. Wiley 1992).

En 1970 Robert Sokal y Theodore Crovello elaboraron un concepto alternativo al de Mayr que, en buena medida, y basándose en la práctica habitual de los taxónomos, venía a recoger de nuevo el rasgo central del viejo concepto tipológico de especie, a saber: que no son las posibilidades de reproducción lo que es norma usar por los biólogos a la hora de elaborar una clasificación de especies, sino la semejanza entre características fenotípicas. Es lo que se conoce como *concepto fenético* de especie. Según dicho concepto, una especie es un grupo de organismos que se parecen entre sí en un determinado grado y se diferencian de otros organismos. Y, como era de imaginar, también aquí surgen dificultades:

- Este concepto no deja clara *la diferencia entre las especies y otros taxones*. Particularmente, no permite establecer una mayor objetividad para las especies que para los otros taxones.
- *Tiene difícil encaje con la visión neodarwinista* de la

evolución que rechaza la existencia de tipos morfológicos representativos o de separaciones perfectamente definidas en aspectos morfológicos.

- *Introduce un grado de subjetividad importante* en el reconocimiento de las especies. ¿Qué características consideraremos como más relevantes para establecer las similitudes? ¿Las similitudes genéticas deben contar tanto como las fenotípicas? ¿Qué ocurre cuando una pequeña diferencia genética conduce a diferencias fenotípicas importantes? La taxonomía numérica intenta resolver el problema con una solución de fuerza: a la hora de establecer el grado de parecido entre organismos deben tenerse en cuenta el mayor número posible de características. Pero esto no evita todas las dificultades. Parece razonable pensar que hay características más importantes que otras, y que éstas deberían tener un peso mayor. ¿No es más relevante el número y forma de los dientes que el color del pelo? Además, para la taxonomía numérica sólo pueden contar caracteres cuantificables expresados numéricamente, lo que no deja de ser una limitación, porque todos lo caracteres que se

expresan en grados de difícil o imposible cuantificación quedan fuera. Y, finalmente, para medir cuantitativamente la similitud se emplean índices de distancia, pero han sido propuestos diferentes índices con funciones diversas que generan agrupaciones distintas.

- Por otra parte, los *polimorfismos* son frecuentes dentro de una misma especie, así como las diferencias entre estados ontogenéticos distintos (oruga y mariposa), entre generaciones distintas (pólipos y medusas), entre individuos distintos (mariposas de una misma especie pueden mimetizar a otras de dos especies distintas), o entre distintos sexos. Además, se dan casos de especies sosias, es decir, de especies distintas según el concepto biológico pero con fenotipos indistinguibles.

Estas dificultades no impiden que en la práctica éste sea el concepto más utilizado por los taxónomos; teniendo en cuenta que las semejanzas que se consideran en la actualidad deben darse tanto en el genotipo como en el fenotipo (incluyendo la conducta). E igualmente es el más utilizado por los paleontólogos. En este caso las semejanzas, por razones obvias, se reducen casi exclusivamente a semejanzas morfológicas (morfoespecies).

Otro concepto influyente de especie, basado esta vez en la historia de los organismos y no en sus características presentes, fue propuesto por el paleontólogo George Gaylord Simpson (1951). Se trata del concepto evolutivo de especie. La definición más precisa

de Simpson (1961, p. 153) es la siguiente: «Una especie evolutiva es un linaje (una secuencia de poblaciones ancestrales-descendientes) que evoluciona separadamente de otros y que tiene un papel y unas tendencias evolutivas unitarios». En pocas palabras, este concepto considera que una especie es aquel grupo de organismos que comparten una historia evolutiva distintiva. Es un concepto que intenta recoger el uso que se hace de la noción de especie**(28)** cuando, como sucede en la paleontología, interesan más los aspectos diacrónicos que los sincrónicos. Una forma práctica de entenderlo y aplicarlo es considerar que cuando se da una bifurcación evolutiva tenemos ya dos especies nuevas.

Las dificultades de este concepto surgen a la hora de precisar qué es una historia evolutiva unitaria o común, así como a la hora de separar dos especies biológicas diferentes en periodos distintos dentro de un mismo linaje (esto es, dos cronoespecies distintas). Además, una especie suele estar compuesta de una serie de poblaciones, algunas de las cuales pueden contener novedades evolutivas.

El propio Mayr (1988, pp. 323-4), supo resumir muy bien qué problemas ha de enfrentar este concepto de especie evolutiva:

- Sólo es aplicable a especies monotípicas. Las especies politípicas (aquéllas en las que unas poblaciones difieren ligeramente de otras) no encajarían en dicho concepto, ya que contienen poblaciones aisladas geográficamente, cada una de las cuales debería entonces ser considerada una especie evolutiva distinta.
- No hay un criterio empírico para decidir cuándo un conjunto de poblaciones comparte las mismas tendencias evolutivas o el mismo destino histórico.
- Carece de utilidad práctica para

distinguir diferentes cronoespecies. No hay ningún criterio claro para separar una especie de su especie ancestral y de su especie sucesora.

Puesto que no podemos mencionar todos los conceptos de especie propuestos a lo largo de los últimos años, señalaremos sólo uno más que ha tenido bastante éxito. Se trata del *concepto de especie basado en el reconocimiento*, que fue propuesto por H. E. H. Paterson a mediados de los 80, en un intento de mejorar el concepto de especie biológica poniendo el énfasis en una de las causas principales de la ruptura de la interfertilidad. Paterson (1985/1992) define la especie como «la población completa de organismos biparentales individuales que comparten un sistema común de fertilización». En la naturaleza muchas especies que son indistinguibles morfológicamente están aisladas unas de otras precisamente debido a los mecanismos de aislamiento reproductivo, tanto precigóticos como postcigóticos. Una de las formas más comunes de mantener esta separación es mediante diferentes rituales de cortejo. A diferencia de Mayr, que consideraba que los mecanismos de aislamiento reproductivo eran un subproducto de los cambios genéticos debidos al aislamiento de la población aislada que daba lugar a una nueva especie, Paterson cree que estos mecanismos surgen debido a la necesidad de reconocimiento de la pareja en una población y esto es algo que está sometido a presiones selectivas, y no puede considerarse, por tanto, como un mero subproducto de otros cambios genéticos. Más bien, debe pensarse que es la modificación de los mecanismos de reconocimiento de pareja la que conduce al aislamiento reproductivo y, con él, al surgimiento de una nueva especie. Por otra parte, mientras que la definición de Mayr pone el énfasis en el aislamiento reproductivo de unas especies con respecto a otras, Paterson lo pone en la cohesión reproductiva dentro una misma especie.

Este concepto comparte, sin embargo, con el de especie biológica la limitación de que no puede ser aplicado a especies con reproducción asexual. Además, como ya vimos, especies distintas pueden no tener estas barreras reproductivas.

Tras este recorrido por las principales definiciones de especie que manejan los biólogos, es muy razonable preguntarse si esta pluralidad es una manifestación de que la definición correcta no ha sido encontrada aún. ¿Es que acaso una noción tan central para la biología como es ésta no es susceptible de una caracterización que valga en los diversos contextos en que pueda ser usada? ¿Hemos de conformarnos con que cada grupo de biólogos, en función de sus intereses o de su tipo de trabajo, utilice una caracterización diferente que es inválida o inaplicable para otros biólogos? Pues lo cierto es que, por paradójico que pueda parecer a algunos, esta actitud pluralista es la que ha terminado por imponerse. Pero hay que aclarar que este pluralismo, que permite el uso de una definición distinta según el contexto de uso, no tiene por qué identificarse con el convencionalismo, que niega que haya algo objetivo detrás de la separación entre especies.

En realidad hay dos tipos de pluralismo (cf. Mishler y Brandon 1987 y Ereshefsky 1992). Según el primer tipo —que sí se identifica con el convencionalismo—, dependiendo de los intereses de los taxonomistas pueden llevarse a cabo diferentes clasificaciones taxonómicas todas igualmente legítimas. Los convencionalistas ven en la diversidad de conceptos de especie una razón para negar que exista la categoría de especie en la realidad. Lo que llamamos «especie» son cosas muy diferentes en cada caso, y su distinción de otros taxones es problemática (cf. Stanford 1995 y Ereshefsky 1998). Según el segundo tipo de pluralismo, que en cambio puede ser compatible con el realismo (y el caso de Kitcher arriba mencionado es un ejemplo), hay diferentes conceptos de especie, todos legítimos, pero cada uno de ellos se aplica correctamente sólo a ciertos grupos de organismos, y para cada grupo sólo uno de estos conceptos es el adecuado.

La idea comúnmente aceptada entre los biólogos es, en efecto, que cada concepto de especie expuesto tiene su utilidad en un determinado contexto. Cabe, pues, utilizar todos ellos siendo conscientes de sus limitaciones. Es decir, es una actitud pluralista que renuncia a un concepto universal de especie válido en todos los campos y acepta su inevitable variedad, pero admitiendo que cada concepto cumple su función de acuerdo con criterios diferentes de juicio (cf. Mishler y Donoghue 1982 y Richards 2010) [108].

No obstante, M. Ruse, M. Ghiselin y D. Hull, entre otros, se oponen a este pluralismo y reclaman la elaboración de un concepto de especie que pueda ser aceptado como el único válido en todo contexto. Para estos autores, el concepto biológico de especie, pese a sus problemas, suele ser el indicado, aunque puedan ser necesarios algunos añadidos contextuales (cf. Sober 1984/1993, Hull 1992, Brigandt 2003 y Luckow 1995). Pero ni siquiera en esto hay acuerdo, ya que hay quien prefiere otros conceptos de especie, como el concepto evolutivo o el concepto de especie como segmento de un linaje de poblaciones, para basar un futuro consenso sobre el tema (cf. De Queiroz 1999). El monista considera que, una vez encontrado el concepto de especie correcto, surgirá una única taxonomía de todos los seres vivos. En cambio, el pluralismo nos obliga, en su opinión, a resignarnos con la existencia de clasificaciones diferentes e incompatibles, sin que debamos siquiera aspirar a la unificación; algo que, si aceptamos el realismo sobre las especies, no parece que debiera ocurrir y que, además, puede tener consecuencias prácticas indeseadas en lo que se refiere a la protección de la biodiversidad. Si distintas clasificaciones nos dan especies distintas, ¿qué especies debemos proteger en caso de necesidad?

10
Las unidades de la selección

10.1. El origen de la discusión: la propuesta de la selección de grupos

El problema de las unidades de la selección puede resumirse en la siguiente cuestión: ¿a qué unidades básicas cabe atribuir un proceso evolutivo en el que está implicada la selección natural? O dicho de otro modo, ¿sobre qué entidades o niveles biológicos actúa la selección natural? Y todavía en otra formulación: ¿a quién benefician los rasgos que son seleccionados por la selección natural? (Se supone, obviamente, que si un rasgo ha evolucionado por conferir un cierto beneficio a una entidad determinada, la selección ha estado actuando sobre dicha entidad [cf. Sober y Wilson 1994]). Éste es un problema que ha ocupado intensamente desde mediados del pasado siglo XX a filósofos y biólogos. Las respuestas a estas preguntas han abarcado toda la gama posible de alternativas. La ortodoxia darwinista sostiene que las unidades de la selección son los individuos y que, por tanto, cualquier rasgo adaptativo está ahí porque beneficia a éstos y nunca porque beneficie a un grupo o a la especie. Si el rasgo beneficia al grupo o a la especie, será únicamente de forma sobrevenida. Pero un buen número de autores ha considerado la posibilidad de que otras entidades, de nivel jerárquico tanto superior como inferior al del organismo, sean también unidades de selección o que lo sean en exclusiva, en lugar de los organismos individuales. Así, se han propuesto como unidades de selección los genes (G. C. Williams, R. Dawkins), los grupos de genes o el genoma completo (W. Wimsatt), las células (L. Buss), los grupos de individuos (V. C. Wynne-Edwards, E. Sober, D. S. Wilson), las especies (S. Stanley, S. J. Gould), e incluso los clados (K. Sterelny, S. J. Gould, G. J. Vermeij).

La expresión «unidades de la selección» ha despertado algunos recelos por su vaguedad. No está muy claro, según se dice, qué

puede ser considerado en este contexto como una «unidad. —Al respecto escribe Ernst Mayr—: Es algo bastante desafortunado que la pregunta habitual sea: ¿cuál es la “unidad de la selección”? El término *unidad* no ha sido nunca definido adecuadamente, y eso lleva a todo tipo de malos entendidos» (Mayr 1988, p 100). Por eso hay quien prefiere hablar de los «niveles de la selección» o de los «objetos de la selección» en lugar de las «unidades de la selección» (cf. Okasha 2003a). No obstante, para evitar complicaciones innecesarias, nosotros consideraremos aquí ambos términos como sinónimos.

Aunque la ortodoxia darwinista mantiene, como hemos dicho, que la unidad de selección es el organismo individual, en *The Descent of Man* Darwin llegó a admitir la posibilidad de la selección de grupo para explicar algunas conductas morales humanas, como la capacidad para sacrificar la vida por otros. Y previamente, en *El origen de las especies*, había apelado igualmente a la selección de grupo para explicar la esterilidad de las obreras entre los insectos sociales. Pero, dejando a un lado estas invocaciones puntuales, para el darwinismo, son sólo los individuos los que luchan por la existencia y son sólo sus fenotipos, tal como añade Mayr, los que resultan visibles para la selección natural. Las propuestas de niveles de selección diferentes a los organismos individuales han reclamado, por tanto, una respuesta desde dicha ortodoxia. De hecho, el debate sobre las unidades de la selección cobró su mayor fuerza precisamente con el desafío que supuso la defensa explícita tanto de la selección de grupos como de la selección génica en la década de los 60.

La *selección de grupos*, esto es, la posibilidad de que los grupos (especialmente las poblaciones y los demos) puedan ser una unidad de la selección, y, por tanto, puedan darse en ellos rasgos peculiares debidos a su supervivencia y reproducción diferencial **[109]**, fue detalladamente defendida por el ornitólogo británico Vero C. Wynne-Edwards en su libro de 1962 *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Wynne-Edwards pensaba que sólo la selección de grupos podía explicar la conducta social en los animales, y muy especialmente la conducta altruista. Se entiende en biología por conducta altruista aquélla que puede aumentar la eficacia biológica de otros individuos pero no del que la realiza. Este tipo de

comportamientos está muy extendido entre diversas especies de animales. Darwin cita el caso de la abeja, que pierde sus vísceras y muere al clavar su aguijón para salvar a la colmena de la invasión de un intruso. Sin llegar a este extremo, pueden considerarse como comportamientos altruistas en el sentido mencionado los gritos de alarma ante la presencia de depredadores que profieren los babuinos. Aparentemente, esos gritos ponen en peligro al individuo que los produce, mientras que ayudan al resto del grupo. También suelen citarse como ejemplo de conducta altruista las tácticas de distracción de algunas aves para evitar que los depredadores encuentren sus nidos. Entre ellas está el simular, delante del depredador mismo, que se tiene un ala rota o herida (cf. E. O. Wilson 1980, p. 125).

El ejemplo analizado por Wynne-Edwards, apoyándose en una gran cantidad de datos empíricos, fue la regulación del tamaño y densidad de la población. Según su teoría, en épocas de escasez de alimentos serán favorecidos aquellos grupos capaces de controlar y disminuir su reproducción hasta mantener la población en un tamaño óptimo. Los grupos que no sean capaces de hacerlo sobreexplotarán los recursos y finalmente desaparecerán. La regulación de la reproducción dentro del grupo significa que algunos individuos se sacrifican en beneficio del grupo dejando de reproducirse. Al comportarse así, sin embargo, actúan claramente de forma contraria a lo que cabría esperar que se diera si la selección actuara sólo en el nivel de los individuos. Una posible explicación sería entonces que este tipo de conducta altruista podría haber evolucionado como mecanismo para controlar la población y evitar así el agotamiento de los recursos y, por tanto, la selección natural habría actuado en el nivel del grupo, no en el de los individuos. Los grupos autorregulados habrían tenido más éxito reproductivo que los grupos en los que no se hubiera dado dicha conducta, puesto que estos últimos no sobrevivirían como tales grupos.

De forma análoga, puede aducirse que la conducta altruista de la abeja que muere destripada al clavar su aguijón en el intruso que intenta atacar la colmena es también un caso de altruismo explicable por selección de grupos. De hecho, no escasean los ejemplos que han sido dados en un momento u otro de selección de

grupos. La idea de que en ocasiones los individuos se sacrifican en beneficio del grupo, de que hay cosas que los individuos hacen sola y exclusivamente «en beneficio de la especie», era una idea extendida en el pensamiento biológico anterior a los años 60.

La propuesta de Wynne-Edwards fue criticada de forma bastante efectiva por John Maynard Smith en su artículo «Group Selection and Kin Selection» (1964) y por George Christopher Williams en su libro *Adaptation and Natural Selection* (1966). Maynard Smith y Williams mostraron que un grupo de altruistas quedaría rápidamente dominado por cualquier egoísta infiltrado dentro de él, cuya descendencia terminaría por extenderse más que la de los altruistas dentro del grupo. Williams afirmaba además que las conductas señaladas por Wynne-Edwards, aunque beneficiaran al grupo, lo hacían de forma sobrevenida y podían explicarse acudiendo únicamente a la selección de individuos. Así, es cierto que las hembras suelen poner menos huevos en épocas de escasez, pero ello no se debe a que se sacrifiquen por el bien del grupo, sino a que tienen una alimentación más deficiente que hace que produzcan menos huevos. Además, la restricción reproductiva no tiene por qué beneficiar sólo al grupo, puede beneficiar también al individuo. En época de escasez poner pocos huevos y criar pocos polluelos garantiza mejor la supervivencia de la descendencia (y, por tanto, la eficacia biológica del individuo que despliega esa conducta) que el intentar criar tantos polluelos como huevos puedan ponerse en condiciones ideales.

En general, las tesis de Maynard Smith y de Williams ejercieron una gran influencia, y desde entonces los biólogos han tendido a pensar que la selección de grupos, si es que realmente se da como tal en la naturaleza, debe ser muy débil y muy limitada en sus efectos. Se aduce en su contra que no suele haber la suficiente variación genética entre grupos como para marcar una diferencia cualitativa entre ellos que haga que la selección sea efectiva; y en todo caso, a no ser que los grupos sean muy pequeños y no exista migración entre ellos, esta variación es menor que la que se da entre individuos, por lo que la selección individual sería siempre más fuerte que la que actuara sobre el grupo. De esa forma lo ve, por ejemplo, Douglas Futuyma cuando escribe: «muchos, quizás la mayoría, de los biólogos evolucionistas creen que [la selección de

grupos] sólo rara vez es una fuerza importante de la evolución. Así pues, la opinión mayoritaria es que *pocas características han evolucionado debido a que benefician a la población o a la especie*» (Futuyma 1998, p. 352). Y más radical aún es Ernst Mayr: «No consigo encontrar una aceptación incondicional de la selección de grupo en ninguna otra publicación de biología evolutiva contemporánea. La selección de grupo es sostenida sólo en algunas publicaciones de biología y ecología del comportamiento» (Mayr 2004, p. 146). Por su parte, Mark Ridley afirma: «empíricamente, no existe ningún ejemplo definido de adaptación que tenga que ser interpretado en términos de ventaja del grupo» (Ridley 1996, p. 326) [110].

Los ejemplos citados por Wynne-Edwards fueron reinterpretados o bien como selección de individuos, ya que, tal como hemos dicho, la conducta altruista descrita puede entenderse como reportando un beneficio oculto al individuo, o bien como *selección de parientes* (*kin selection*). La selección de parientes es nítidamente distinguida por muchos de la selección de grupo y ha sido asimilada a la selección de individuos, e incluso a la selección de genes; aunque otros, como Wilson y Sober (1994), yendo contra la opinión mayoritaria, la consideran sólo una modalidad dentro de la selección de grupos y, por tanto, no como una explicación rival.

La teoría de la selección de parientes, propuesta por William Hamilton (1964), establece que la conducta altruista puede ser seleccionada si los individuos que interactúan no lo hacen al azar, sino que son parientes entre sí. De este modo contribuyen a que sus genes se transmitan indirectamente, al aumentar el éxito reproductivo de otros individuos genéticamente emparentados. En ciertas circunstancias, si esta transmisión indirecta es lo suficientemente exitosa, puede llegar a compensar incluso el que el organismo en cuestión no se reproduzca él mismo, porque al final habrán quedado más genes suyos en el acervo genético de la siguiente generación a través de la reproducción de sus parientes. Lo que importa aquí no es tanto la eficacia biológica del organismo, sino su *eficacia inclusiva*, que suma a la suya la de todos los individuos de su grupo ponderada según el grado de parentesco.

Según la llamada «regla de Hamilton», una conducta altruista se verá favorecida por la selección si

$rb > c,$

donde r es el coeficiente de parentesco, que expresa la probabilidad de que un gen elegido al azar en un determinado locus sea idéntico en dos individuos emparentados (el valor de este coeficiente es de

0,5

para padres e hijos y hermanos entre sí,

0,25

para abuelos y nietos o tíos y sobrinos,

0,12

para primos, etc.); b es la suma de los beneficios en eficacia biológica para los individuos implicados y c el coste en eficacia biológica para el que realiza la acción. Esta idea ha sido particularmente utilizada para explicar la conducta altruista en insectos sociales haplodiploides (especies que cuentan con individuos diploides e individuos haploides procedentes de huevos no fertilizados). En estas especies la similitud genética entre dos individuos diploides puede ser de hasta

0,75,

como es el caso de las abejas obreras. Su grado de similitud genética con una hermana (otra obrera de su generación) puede ser mayor que con la madre.

No obstante, si bien las críticas recibidas encontraron una amplia recepción, la selección de grupo, con importantes matices, sigue teniendo defensores, e incluso ha vuelto a adquirir en los últimos años cierto relieve como posibilidad evolutiva. Wynne-Edwards la defendió de las críticas en su libro de 1986 titulado *Evolution Through Group Selection*. Posteriormente, David S. Wilson y Elliott Sober (cf. Wilson y Sober 1994, Sober y Wilson 1998) han argumentado que puede hablarse de selección de grupos si se circunscriben los grupos de altruistas a individuos que practican el altruismo recíproco (yo te ayudo si tú me ayudas); pero debe tenerse en cuenta que la conducta altruista prospera en este caso no porque beneficie al grupo frente a otros grupos, sino porque beneficia a cada individuo a largo plazo. Aunque en un determinado momento esté disminuyendo la eficacia biológica de un individuo en beneficio de otro, con el tiempo será compensado por ese otro individuo de la misma manera. Los individuos no se

sacrifican por el grupo sin más, sino que se sacrifican momentáneamente a la espera de obtener beneficios posteriores. Por ello, en las especies donde esto se da, se desarrollan también mecanismos para la detección del gorrón (lo cual supone unas capacidades cognitivas adecuadas), y se supone que en ellas los individuos interactúan a menudo y sólo ayudan a aquéllos de los que reciben también ayuda. La idea de Sober y Wilson es que actuando así, el grupo como tal resulta indirectamente beneficiado porque aumenta también su eficacia relativa frente a otros grupos de egoístas. La teoría del altruismo recíproco como rasgo evolutivo fue propuesta por Robert Trivers en los años 70 (cf. Trivers 1971) **[111]**.

Por otro lado, la selección de grupos es considerada por algunos como la mejor explicación del hecho de que en las poblaciones de ciertos parásitos y algunos invertebrados encontremos en promedio un mayor número de hembras que de machos, manifestando con ello una desviación de la proporción 1:1 entre los sexos —proporción que Ronald Fisher demostró ser la más adaptativa en la mayor parte de los casos—. En estos organismos sobre los que estaría actuando la selección de grupos, las poblaciones ocupan un hábitat aislado y los individuos deben reproducirse rápidamente en pocas generaciones, sin que suela haber mezcla con otros grupos. Una mayor proporción de hembras que de machos lleva al rápido aumento de efectivos de la población, necesario en esas circunstancias especiales. También se aporta como prueba de la selección de grupos el hecho de que algunos organismos productores de enfermedades, particularmente virus o bacterias, disminuyen con el tiempo su virulencia. A cada individuo particular le «interesa» tener una gran virulencia e infectar así el mayor número posible de organismos huéspedes, pero esa gran virulencia puede llevar a que el organismo huésped muera, lo cual significa también la muerte del invasor. En cambio, una cepa menos virulenta de esos patógenos, que no matara (o no lo hiciera tan rápidamente) al organismo huésped, aunque no infectara con tanta rapidez y eficacia, podría reproducirse mejor a largo plazo y terminaría por sustituir a las cepas más virulentas. Esta disminución de la virulencia se ha comprobado empíricamente en algunos virus y bacterias, por ejemplo en el virus *Myxoma*, que infecta a los

conejos. Los virus menos agresivos dejan vivir más tiempo al conejo infectado, y con ello aumenta la probabilidad de que sea picado por el mosquito que transmite dicho virus. También pueden citarse casos de colaboración altruista en algunas especies que, a la luz de la evidencia disponible, es difícil, aunque ciertamente no imposible, que puedan encontrar una explicación basada en un beneficio puramente individual. Por ejemplo, la defensa del territorio que es llevada a cabo sólo por parte de unas pocas leonas dentro de un grupo de leones (cf. Wilson y Wilson 2007, p. 334)

10.2. La alternativa opuesta: la selección génica

La tesis casi opuesta a la que acabamos de exponer es la que afirma que la selección natural opera fundamentalmente en el nivel genético. Fue defendida por George C. Williams en la obra ya citada *Adaptation and Natural Selection*, y posteriormente fue difundida por Richard Dawkins en su famoso libro *The Selfish Gene*, de 1976. De acuerdo con esta tesis, la competición por la supervivencia y reproducción se da entre los genes mismos. Los organismos individuales que los portan serían meros epifenómenos desde un punto de vista evolutivo: su papel se reduce al de ser simples portadores de esos genes. Esta propuesta constituía un intento alternativo de solucionar el problema que representaba la conducta altruista para la teoría de la evolución. Williams se propuso mostrar que la cooperación social surge entre individuos genéticamente emparentados debido a que esa conducta beneficia a los que portan los genes que la posibilitan. Siguiendo esta línea, Dawkins argumentó que la regulación del tamaño de la población no obedece a un sacrificio en beneficio del grupo, sino a que los genes que hacen que un individuo tenga demasiados hijos tienden a desaparecer del acervo genético, ya que los hijos de esas camadas abundantes tienden a no sobrevivir hasta la edad adulta, especialmente en épocas de escasez.

La selección génica ha sido utilizada para explicar algunos fenómenos biológicos en los que los organismos no parecen obtener beneficio alguno. Ha servido, por ejemplo, para dar cuenta de la existencia en los eucariotas de una gran cantidad de ADN que no tiene efectos sobre el fenotipo porque no parece codificar nada, ni

tener ninguna función conocida, como —descontando alguna excepción— es el caso de los transposones, considerados como del llamado «ADN basura». Si este tipo de elementos genéticos no tiene efectos sobre el fenotipo, o cuando los tiene son casi siempre negativos, no pueden estar ahí debido a la actuación de la selección natural sobre los rasgos fenotípicos de los organismos. Parece, pues, que su existencia y perpetuación sólo puede darse debido a sus propiedades bioquímicas. La selección natural actuaría directamente sobre esas zonas de ADN, en la medida en que serían capaces de realizar copias de sí mismas con más efectividad que otras zonas alternativas.

Incluso Sober y Lewontin, que son críticos sobre la existencia de la selección génica, reconocen aquí un punto a su favor cuando escriben: «Una considerable cantidad de ADN carece de función conocida: Orgel y Crick (1980) y Doolittle y Sapienza (1980) sugieren que este ADN puede ser de hecho "basura" (*junk*). Este "ADN egoísta", como ellos lo llaman, puede sufrir sin embargo un proceso de selección, dado que algunos segmentos son mejores replicadores que otros. Aunque estos autores asocian sus ideas con el gen egoísta de Dawkins, su concepción es mucho más restringida. Para Dawkins toda selección es selección génica, mientras que para estos autores el ADN egoísta sólo es posible cuando la replicación diferencial de los genes no venga explicada por completo por el éxito reproductivo diferencial de los organismos» (Sober y Lewontin 1982, p. 582).

Otro fenómeno que parece explicable en términos de selección génica es la existencia de genes distorsionadores de la segregación, que hacen que el individuo que posee uno de ellos lo transmita a su descendencia en una proporción mayor del 50% (deriva meiótica) (cf. Ridley 1996, pp. 318 y ss. y Sober 1984, cap. 9). Ya citamos un caso típico en un capítulo anterior: el de la mutación en el *locus t* de los ratones domésticos. Éste es un caso en que la posesión de un alelo mutante no beneficia en nada al organismo, pero al propagarse dicho alelo en una mayor proporción que el alelo no mutante, es el alelo en cuestión el que obtiene el beneficio, o si se quiere, el cromosoma al que pertenece [112]. Curiosamente, también puede tomarse este ejemplo como un caso de actuación de la selección de grupo. De hecho, así interpreta George Williams (1966,

p. 117) un estudio clásico sobre este asunto elaborado por Lewontin y Dunn (1960), al que llega a calificar de la única evidencia convincente que ha encontrado de la selección de grupos. Estos autores mostraron que la proporción de individuos portadores del alelo mutante era menor que la predicha por los modelos matemáticos acerca de su distribución teórica si tomamos en cuenta sólo la selección génica. Pero si consideramos que el alelo mutante en homocigosis produce la muerte del individuo macho, o al menos su esterilidad, y dado que los ratones domésticos viven en pequeños grupos semiaislados, puede concluirse que los grupos en los que todos los machos llegaran a ser homocigóticos se extinguirían, reduciendo así la frecuencia del alelo mutante en la población general. De este modo, habría una selección en contra de los grupos en los que el alelo mutante hubiera llegado a fijarse.

Para la visión ortodoxa procedente de la Teoría Sintética, como se ha dicho, la unidad básica de selección es el organismo individual, y sólo de forma indirecta, a través de la selección de individuos, son seleccionados los genes. Desde esta perspectiva, la selección no es ni puede ser selección de o contra un gen. En expresión de Mayr (1963, p. 184), son los fenotipos los que son discriminados por la selección, no los genotipos. Los genes no son directamente visibles por la selección natural. Por otro lado, los genes particulares proporcionan una eficacia biológica diferente en función de los otros genes que le acompañan. Los genes no tienen un efecto constante. Un ejemplo de ello es la heterosis en el caso de la anemia falciforme: el alelo normal A disminuye la eficacia biológica cuando se empareja con otro alelo A (ya que en este caso el individuo no está protegido contra la malaria); el alelo a causante de la anemia también disminuye la eficacia biológica cuando se empareja con otro alelo a (ya que entonces el individuo padece de anemia falciforme de forma grave); en cambio, ambos alelos incrementan la eficacia biológica cuando se emparejan el uno con el otro (ya que el individuo padece anemia de forma muy débil y está protegido contra la malaria debido, entre otras cosas, a que la fragilidad de los glóbulos rojos defectuosos dificulta la reproducción del parásito). Por tanto, no es el poseer un alelo determinado lo que proporciona ventaja, sino la combinación de ellos.

Del mismo modo, en los casos de epistasia, el efecto de un gen

depende de que venga o no acompañado por otro o por otros que pueden modificar ese efecto. El efecto de un gen sobre la eficacia biológica de un organismo depende, pues, según los críticos de la selección génica, de su interacción con el genoma entero, puesto que la acción de un gen sobre el fenotipo es el resultado de dicha interacción. Y si esto es así, el gen aislado no podría ser considerado como una unidad de la selección, (cf. Sober y Lewontin 1982 y Wimsatt 1981).

La acusación más repetida contra la idea del «gen egoísta» ha sido precisamente la de la carencia de una explicación acerca del modo en que la selección natural podría actuar directamente sobre los genes. Pero Skelton ha sabido resumir otra no menos popular, la acusación de caer en el determinismo genético:

> *El gen egoísta* generó una considerable agitación desde su publicación. Mientras que algunos biólogos evolucionistas lo saludaron como la exposición más clara del neodarwinismo, otros lo atacaron por razones diversas. Una de las críticas principales se dirigía a la implicación de que todos los rasgos de los organismos, y en especial su conducta, están genéticamente determinados y, por tanto, son fijos. Una opinión que no tiene en cuenta los efectos medioambientales, tales como el aprendizaje, que afectan al fenotipo de un individuo. (Skelton 1996, p. 232)

Sin embargo, estas críticas han recibido contestación. Con respecto a la primera, la de la invisibilidad directa de los genes para la selección natural, Sober (1984/1993, pp. 226 y ss.) ha declarado que para disolver esta crítica basta con mantener la posibilidad de la causación transitiva, de modo que si los genes causan los fenotipos y los fenotipos causan el éxito en la supervivencia y reproducción, entonces podría decirse que los genes son las causas últimas del éxito en la supervivencia y la reproducción. Los genes serían causas de la evolución en la medida en que son causas de los fenotipos, que a su vez son causa de la evolución.

En cuanto a la idea de que los genes varían su efecto en función del contexto, y en particular de su compañía con otros genes, el propio Dawkins ya había reconocido en *El gen egoísta* (2006, p. 37) que «el efecto de un gen depende de su entorno, y éste incluye a

otros genes. A veces un gen produce un efecto en presencia de otro gen determinado, y un efecto completamente diferente en presencia de otro grupo de genes acompañantes». La respuesta de Dawkins es que, aunque un buen gen no tenga efectos favorables en ciertos contextos, como promedio tenderá e proporcionar estos efectos favorables en otros contextos diversos, de modo que lo que importa desde el punto de vista evolutivo es esta tendencia, que otros genes (alelos) alternativos no tendrán. Dawkins lo explica con una analogía. Un entrenador quiere escoger la mejor tripulación de remeros para ganar en la regata de Oxford contra Cambridge. Comienza combinando al azar los remeros de los que dispone Algunos serán muy buenos y otros no. Cuando un remero muy bueno cae en una tripulación con remeros malos, no puede hacer demasiado y la canoa no gana, pero a la larga, y tras muchas combinaciones, el entrenador notará que en las canoas ganadoras tienden a estar siempre los mismos individuos Finalmente, con respecto a la tercera objeción, se ha argüido (cf. Pinker 2002, pp. 112-4), que las tesis de Dawkins no presuponen el determinismo ya que son compatibles con una amplia influencia del ambiente, e incluso se reconoce abiertamente la compleja interacción entre genes y ambientes. Tampoco es cierto que las tesis de Dawkins impliquen la negación de interacciones complejas entre los propios genes. Puede que Dawkins no se expresara en ocasiones con el debido cuidado, dejando la impresión en el lector de que los genes actúan de forma aislada. No obstante, hay que reconocer igualmente que en su libro *The Extended Phenotipe*, Dawkins dedica un capítulo a criticar el determinismo genético.

10.3. Ascendiendo a los niveles superiores: selección de especies y selección de clados

Los paleontólogos Steven Stanley (1975), Stephen Jay Gould y Niles Eldredge (Eldredge y Gould 1972 y Gould y Eldredge 1977) han defendido la existencia de una selección de especies. Las especies, al igual que los organismos, presentan variaciones y compiten entre sí por los recursos disponibles. Dadas sus diferencias, unas serían más exitosas que otras en dicha competición, y ello daría lugar a tasas diferenciales de extinción y de especiación. Podría decirse entonces

que hay especies que poseen mayor «eficacia biológica» (*fitness*) que otras en la medida en que resisten mejor la extinción y generan mayor número de especies hijas[113]. Un ejemplo que puede ilustrar esto es el de algunos gasterópodos del Terciario (Hansen 1983, Jablonski 1986, Lloyd y Gould 1993 y Gould 2004, p. 691). Ciertas especies de dichos gasterópodos, debido a sus diferentes estrategias larvarias, tuvieron una tasa de especiación mucho mayor que otras. En algunas especies, en efecto, las larvas son planctónicas, flotan libremente en el agua, mientras que en otras especies las larvas son empolladas. Este hecho permite a las primeras una mayor dispersión y deja a las segundas concentradas en lugares menos extensos. Pero al estar más concentradas en el espacio y tener poblaciones más pequeñas, este segundo tipo de especies tienen tasas de especiación más altas y pueden llegar a eliminar a las otras. Ahora bien, las estrategias larvarias y la tasa de especiación son propiedades de las especies, no de los individuos. Por lo tanto, la selección habría actuado aquí en el nivel de la especie. De hecho, podría haber ocurrido que los individuos de las especies con menor tasa de especiación tuvieran, como tales individuos, una mayor eficacia biológica que la media dentro del clado, y aún así, la estrategia larvaria de la especie a la que pertenecen seguiría teniendo como efecto la reducción de la tasa de especiación.

Mayr (1988, p. 143) opina que la selección de especies es considerada hoy como una de las principales fuerzas evolutivas, y permite explicar la extinción de algunas especies ante la llegada de una especie competidora superior. No obstante, para él, la selección de especies es compatible con la selección de organismos individuales, pues los que tienen éxito o fracasan son individuos concretos, que —eso sí— tienden a pertenecer en cada caso a especies distintas[114]. Otros biólogos, sin embargo, minimizan la importancia de la selección de especies, poniéndola en cuestión o atribuyendo a causas distintas las tendencias evolutivas a largo plazo que pueden encontrarse en algunas especies (como, entre las de los mamíferos, el aumento del tamaño) y que son aducidas como prueba de dicha selección. Muchos de los casos que se citan como ejemplos de selección de especies obedecerían más bien a la acción de la selección natural operando sobre los individuos pertenecientes

a cada especie, no sobre las especies mismas. En la misma línea crítica se ha argumentado, por ejemplo, que la gran tasa de especiación que experimentan las drosophilidas hawaianas se debe a las condiciones ambientales de las islas Hawai en lugar de ser un rasgo característico de dichas especies (cf. Vrba 1984 y Okasha 2003b).

Conviene, en efecto, distinguir entre una selección de especies en sentido débil, como la que señala Mayr (y también Sober 1993), según la cual el éxito evolutivo de una especie frente a otras se debe a características de sus miembros, como puede ser el mayor tamaño cerebral, y una selección de especies en sentido fuerte, según la cual dicho éxito se debe a características propias de la especie, como puede ser su estructura demográfica, su distribución ecológica, o su capacidad para cambiar evolutivamente[115]. En el primer caso la selección de especies puede ser explicada mediante procesos selectivos que operan en el nivel de los organismos individuales, en cambio en el segundo caso hay que postular la acción de procesos selectivos en el propio nivel de la especie que harían que unas especies tuvieran más especies descendientes que otras (cf. Damuth y Heisler 1988, Sterelny 1995, p. 166, Brogaard 2004, p. 239, Okasha 2006). En realidad, cabe argumentar que sólo este segundo caso es auténtica selección de especies. Es decir, la selección estaría actuando en el nivel de la especie si actúa sobre rasgos propios de la especie cuyos efectos no pueden ser reducidos a la suma de los efectos de la selección sobre los individuos concretos. Bien es verdad que, en algunas circunstancias, estas propiedades o rasgos de la especie no tienen por qué transmitirse a la especie hija, pero en esto la selección de especies no presentaría ningún problema que no presente la selección de organismos, puesto que tampoco en este nivel los descendientes reciben todos los genes que determinan los caracteres adecuados de sus padres y, aunque los recibieran, estos genes podrían funcionar de otra manera debido a efectos epistáticos de unos genes sobre otros, que enmascaran o anulan la expresión de alguno de ellos[116].

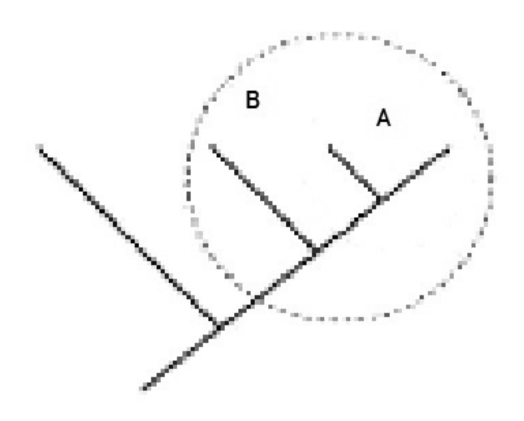
Se ha recurrido a este sentido estricto de selección de especies para explicar la existencia evolutiva de la reproducción sexual. La reproducción sexual tiene costes que no tiene la asexual (por ejemplo, el esfuerzo y las contingencias implicadas en la búsqueda

de pareja). Pero puede aducirse en su favor que las especies con reproducción sexual, debido a la recombinación genética, introducen una mayor variedad en sus individuos y evolucionan más rápidamente como especie, adaptándose así mejor a los cambios del ambiente.

La selección de especies no agota las posibilidades sensatas de seguir ascendiendo en la jerarquía taxonómica en la búsqueda de la acción de la selección natural. Se puede ir más allá y defender la selección de clados. Entre los que se han atrevido a dar ese paso están G. C. Williams, Gould y Kim Sterelny. Un clado se define como un grupo monofilético de especies, es decir, como un grupo que incluye una especie ancestral y todas sus especies descendientes. De forma análoga a lo que sucede con las especies, cabría hablar de clados con mayor eficacia biológica que otros; lo que equivale a decir que algunos clados tienen más posibilidades de supervivencia en el tiempo y dan lugar a mayor número de especies que otros. Dichos clados serían, por tanto, favorecidos por la selección natural. Los clados menos eficaces en este sentido habrían sido eliminados por los más eficaces.

Esta propuesta ha sido eficazmente criticada por Samir Okasha. Éste ha señalado que cualquier unidad de la selección debe cumplir los tres requisitos que señalara Lewontin (1970) para que pudiera actuar sobre ella la selección natural: debe presentar variaciones, estas variaciones deben correlacionarse con su eficacia biológica, y deben ser variaciones heredables. En su opinión, sin embargo, no cabe atribuir eficacia biológica a los clados puesto que éstos no se reproducen en el sentido propio del término. Los genes dan lugar a genes, los individuos dan lugar a individuos, las especies dan lugar a especies, pero los clados no dan lugar a otros clados monofiléticos. Un clado monofilético no puede estar en una relación de ancestro-descendiente con otro clado monofilético, aunque pueda formar parte de él, ya que por la propia definición de monofilia, todas las especies descendientes pertenecen al clado en cuestión. Dicho de otro modo, un clado puede tener como ancestro a una especie, pero no a otro clado monofilético, dado que él mismo debería formar parte del supuesto clado ancestral (cf. Okasha 2003b y 2006, cap. 7). Esto puede verse claramente en la siguiente figura, en la que se muestra que el clado A es parte del clado B, y por eso

mismo no puede considerarse su descendiente. Si el clado B desapareciera, también desaparecería lógicamente el A.



Si para solucionar este problema conceptual se intentara definir la eficacia de un clado no en términos de sus clados descendientes, sino en términos de sus especies descendientes, es decir, si se definiera la eficacia biológica de un clado como su probabilidad de ramificarse en subclados, entonces la selección de clados quedaría reducida a la selección de especies, puesto que la ramificación en subclados se da cuando se originan nuevos linajes de especies.

10.4. Otra forma de enfocar el problema: interactores y replicadores

¿Por qué el debate sobre las unidades de la selección se parece tanto a una discusión interminable en la que las posiciones son tan diversas como posibilidades hay? ¿No resulta extraño, desde un punto de vista científico, que las distintas posiciones se muestren casi como indecidibles? Elisabeth Lloyd considera que detrás de este debate hay una confusión conceptual (cf. Callebaut 1993, p. 276 y Lloyd 2005 y 2007). El problema de las unidades de la selección encierra en realidad cuatro cuestiones distintas que aparecen mezcladas en muchas ocasiones, lo que hace que en esas ocasiones

se esté discutiendo sobre aspectos diferentes del problema, y de ahí la dificultad para el acuerdo. Estas cuatro cuestiones son las siguientes:

(1) ¿Es [la entidad en cuestión, gen, organismo, grupo, etc.] un *interactor*? Es decir, «¿es una entidad que posee un rasgo e interactúa con el entorno a través de ese rasgo de modo que el éxito en la supervivencia y la reproducción de dicha entidad está parcialmente determinado por esta interacción?».

(2) ¿Es un *replicador*, es decir, una entidad cuya estructura permanece intacta en gran medida después de sucesivas replicaciones?

(3) ¿Es *poseedora de una adaptación*?

(4) ¿Es *beneficiaría* (a largo plazo) de la evolución por selección?

Por tanto, lo que habría que hacer es determinar qué entidades son interactores, qué entidades son replicadores, qué entidades se adaptan al medio y qué entidades son las beneficiarías de la evolución. Lloyd cree que Dawkins tiene razón en que sólo las moléculas pueden ser beneficiarias a largo plazo de la evolución. Pero esto deja sin contestar las otras cuestiones, Dawkins estaría mezclando (2) y (4). Del mismo modo, algunos críticos de la selección de grupos y de la selección de especies basan sus objeciones en la mezcla de (1) y (3). Sin embargo, un grupo o una especie pueden ser interactores aunque no sean los poseedores de las adaptaciones (sino que lo sean los individuos).

Robert Brandon (1988) ha intentado una clasificación de las distintas posturas en el debate sobre las unidades de la selección basándose igualmente en la distinción entre replicadores e interactores. Esta distinción es una generalización de la distinción

entre genotipo y fenotipo, y puede aplicarse a otras entidades distintas de los organismos individuales. El término «replicador» procede de la obra de Richard Dawkins *El gen egoísta*, y designa todo aquello en el universo de lo que se hacen copias, todo lo que es capaz de transmitir su propia estructura (genes, memes, cromosomas, genomas, especies, etc.). Por su parte, el término «interactor», fue introducido por David Hull (1980) (Dawkins contraponía «replicador» a «vehículo», siendo la cadena de ADN un replicador y el organismo un vehículo). Un interactor es todo lo que interactúa como un todo con su entorno, y ello lleva a su reproducción diferencial con respecto a otros interactores de su mismo tipo. La evolución por selección natural requiere de ambas cosas: de variabilidad en las entidades que se copian y de variabilidad en las entidades que, conteniendo a los replicadores, interactúan realmente con el ambiente y conducen a diferencias en la replicación. Pero la selección como tal actúa sobre los interactores.

De forma simplificada, el cuadro que ofrece Brandon sobre las distintas visiones de las unidades de la selección es el siguiente:

Escenario selectivo	**Interactor** (nivel de selección)	**Replicador**
"gen egosísta"	segmento de ADN	segmento de ADN
Selección de organismos *Reproducción asexual* *Reproducción sexual*	Organismo Organismo	Genoma (organismo) Gen
Selección de grupos *Intradémica* *Interdémica*	Grupo Grupo	Gen Grupo
Selección de especies	Especie	Especie
Selección de clados	Clado	Clado

En la selección de grupos el replicador es diferente si se trata de selección de grupos intradémica o interdémica. Un demos es una población local interfértil. En el primer caso los grupos se forman

durante un periodo del ciclo vital, actuando la selección en el interior de dichos grupos, y luego los miembros se dispersan en una población mayor en la que se reproducen sexualmente. La estructura del grupo no se transmite, pues, a las siguientes generaciones. En el segundo caso los grupos permanecen en buena medida reproductivamente aislados, dándose una extinción y propagación diferencial entre ellos.

Basándose en la distinción replicador/interactor Samir Okasha ha argüido que oponer la selección génica a la selección de organismos es cometer un error categorial, ya que los genes son replicadores mientras que los organismos son interactores, y ambos deben participar en un proceso de selección (cf. Okasha 2003a). No obstante, como puede apreciarse en el cuadro resumen de Brandon, el defensor de la selección génica considera que los genes, además de ser los replicadores, son los verdaderos interactores y no los individuos (que son meros vehículos de los genes).

La distinción entre interactores y replicadores ha servido para clarificar un punto central: ha permitido ver que el problema de las unidades de la selección puede reducirse a la pregunta de qué entidades son interactores con el medio, con independencia de qué entidades sean los replicadores y con independencia de quiénes sean los sujetos de las adaptaciones (cf. Gould y Lloyd 1999).

10.5. El pluralismo de nuevo

Una posición que ha ido ganando cada vez más adeptos en esta discusión es, como en el caso de la noción de especie, el pluralismo. El pluralismo aquí sostiene que la selección natural puede actuar sobre diversos niveles simultáneamente, e incluso en un nivel puede llevar una dirección contraria a la que lleva en otro, aunque no necesariamente (cf. Sober 1984/1993). Un rasgo puede haber evolucionado por selección génica, otro por selección de individuos y otro por selección de grupo. Es más, un mismo rasgo podría haber evolucionado por la actuación de la selección sobre diversos niveles. El pluralismo da cabida, pues, a todas estas unidades evolutivas dependiendo del contexto en el que nos situemos. O lo que es igual, no habría *una* unidad de selección. Esto encaja con la actitud asumida hoy por muchos biólogos que tienden a aceptar la

compatibilidad entre la selección de genes y la selección de grupos o entre otros niveles de selección (cf. Sterelny 2001, pp. 49 y ss.) **[117]**.

En 1988 Kim Sterelny y Philip Kitcher defendieron un pluralismo teórico, que ellos mismos consideraron afín al instrumentalismo y al convencionalismo, para solventar el problema de las unidades de la selección (cf. Sterelny y Kitcher 1988). Según este pluralismo teórico, no hay una forma única de representar el proceso causal de la selección porque no hay un único objetivo de selección. El problema de determinar cuál es *la unidad* de la selección está, por tanto, mal planteado. El mismo proceso selectivo puede ser descrito de diversas maneras, todas «máximamente adecuadas» e igualmente válidas desde el punto de vista metodológico. Diferentes descripciones de procesos selectivos, cada una de ellas centrada en un nivel diferente al que tomar como unidad de selección, pueden ser consideradas como igualmente aceptables. La elección entre ellas dependerá del contexto explicativo y de nuestros intereses.

Por lo tanto, para el pluralismo de Sterelny y Kitcher (a partir de ahora PSK) no se trata de que la selección actúe en varios niveles simultáneamente, sino de que podemos utilizar a conveniencia los diferentes modelos explicativos que podamos establecer acerca de los procesos causales implicados en la selección natural. No hay una historia causal real del proceso de selección, ni un nivel sobre el que realmente esté actuando la selección en un momento dado. Cualquier corte que hagamos en una cadena causal para remitirnos a un nivel sobre el que actuaría la selección (genes, organismos, grupos, poblaciones, especies, etc.) será siempre convencional. La elección de una explicación situada en un nivel o en otro dependerá de factores pragmáticos, lo cual no significa necesariamente que no haya cuestiones empíricas relevantes en la elección (cf. Waters 2005). Lo que, sin embargo, puede decirse que no existe es una entidad real a la que podamos llamar «unidad de la selección» por ser aquélla sobre la que actúan las fuerzas selectivas.

Esta propuesta de Sterelny y Kitcher ha sido respondida, entre otros, por Alexander Rosenberg (1994, cap. 5) y por Timothy Shanahan (1996 y 1997). Nos centraremos aquí en éste último. Tras discutir sobre la viabilidad de la misma, Shanahan argumenta, de

forma bastante convincente, que el pluralismo, entendido como la posibilidad de diversas representaciones adecuadas de un proceso causal, no exige el instrumentalismo o el convencionalismo, ni viceversa. Es más, en su opinión PSK presupone un realismo ontológico mínimo. En efecto, si el pluralismo sostiene que sobre un mismo proceso causal caben diversos modelos todos igualmente adecuados, esto implica, pese a que Sterelny y Kitcher lo nieguen, que «hay un fenómeno físico unitario que sirve como punto de referencia para las representaciones científicas» (Shanahan 1996, p. 459)[118]. Y además, puesto que la selección natural es en sí misma inobservable, Sterenly y Kitcher estarían aceptando implícitamente la realidad de un proceso inobservable, lo cual sólo puede ser definido como realismo. Por último Shanahan sugiere reconsiderar la posibilidad que Sterenly y Kitcher dejan de lado en su análisis. En lugar de admitir como igualmente válidos diferentes modelos explicativos centrados *cada uno de ellos en un nivel selectivo*, ¿por qué no admitir sencillamente que la selección opera realmente de forma causal en *diferentes niveles simultáneamente*[119]? Posiblemente esta opinión sería vista con simpatía por muchos biólogos.

Shanahan desarrolla esta última posibilidad, proponiendo lo que denomina «monismo jerárquico inclusivo» (a partir de ahora MJI) (cf. Shanahan 1997). MJI mantiene una posición realista con respecto a las unidades de la selección: éstas son entidades teóricas o inobservables, pero deben interpretarse como teniendo una existencia real. A diferencia de PSK, MJI considera que sólo puede haber una descripción máximamente adecuada de la estructura de cada proceso selectivo (de ahí lo de «monismo»), pero esta descripción máximamente adecuada no tiene por qué limitar la actuación de las fuerzas selectivas a un único nivel de la jerarquía biológica (de ahí lo de «inclusivo»). Shanahan hace notar que con ello se opone frontalmente a PSK, que admitía que podía haber varias descripciones máximamente adecuadas de un proceso selectivo, pero cada una de ellas centrada en un nivel jerárquico. La razón que da para apoyar la tesis de que una representación máximamente adecuada de un proceso selectivo debe incluir la acción de las fuerzas selectivas sobre diversos niveles simultáneamente es que, de hecho, existen conexiones causales

entre los diferentes niveles jerárquicos que pueden ser tomados en consideración, y esas conexiones causales son parte de la estructura causal del proceso selectivo, y, por tanto, no pueden ser excluidas de la representación máximamente adecuada del mismo. No obstante, pese a la oposición entre MJI y PSK, el primero puede recoger aspectos del segundo. MJI puede admitir que diversas representaciones del mismo proceso selectivo, centradas cada una de ellas en un nivel jerárquico, pueden ser igualmente correctas. Lo que MJI no admite es que puedan ser máximamente correctas, ya que sólo puede haber una máximamente correcta y debe recoger todos los niveles sobre los que la selección actúe simultáneamente.

También Elliott Sober y David Sloan Wilson consideran que el pluralismo es compatible con el realismo en el problema de las unidades de la selección. Sober y Wilson creen que puede haber diferentes niveles sobre los que actúe la selección, sin que ninguno de ellos sea el «fundamental». Ahora bien, en su opinión, la decisión sobre si la selección natural actúa o no en cierto nivel no puede ser convencional, ya que aceptar una hipótesis o la otra lleva a consecuencias empíricas distintas. Si se asume que la selección actúa sobre los grupos, entonces cabe esperar que la conducta altruista sea favorecida, pero si se asume que sólo actúa sobre individuos, entonces lo que cabe esperar es que sea la conducta egoísta la favorecida. Pese a ello, Sober y Wilson se declaran pluralistas en el nivel de los enfoques heurísticos porque creen que, incluso cuando la selección actúa sobre los grupos, puede ser heuristicamente útil pensar desde el punto de vista de los genes. Pero se siguen considerando monistas en el nivel de los enunciados fácticos sobre la naturaleza. Es decir, aunque pueda ser interesante en ciertas circunstancias representarse un caso de selección de grupo como si fuera un caso de selección de genes, esto no significa que en la realidad haya sido así (cf. Sober y Wilson 1994 y 1998). No obstante, como señala P. Kyle Stanford yendo un paso más allá que Sober y Wilson, el problema de las unidades de la selección, y en particular el de si los genes son una unidad de la selección, no se reduce a considerar si cabe representar los fenómenos selectivos en el lenguaje de los genes, sino que se trata de averiguar cuáles son las causas genuinas de la selección (cf. Stanford 2001, p. 221).

Por su parte, Robert A. Wilson ha argumentado que el

pluralismo convencionalista del estilo de Sterelny y Kitcher (al que él llama «pluralismo de modelos») tiene razón en que caben diversas descripciones igualmente correctas de un proceso selectivo apelando cada una de ellas a distintos niveles de selección, pero eso no se debe, en su opinión, a la equivalencia teórica de dichas descripciones o a alguna razón epistémica, sino al hecho mismo de que en la realidad los procesos selectivos implican una fusión o entrelazamiento de los distintos niveles de selección, de modo que varios niveles contribuyen de forma conjunta al aumento de la eficacia biológica del organismo, sin que sea posible aislar uno de otro o atribuir a uno o a otro de forma distinta la responsabilidad fundamental de la evolución de un rasgo. Esto es especialmente claro «cuando dos o más niveles de selección trabajan en la misma dirección, y actúan de modo que se refuerzan mutuamente. —En tales casos—, aislar la contribución de cada nivel implica una partición artificial de las causas del cambio evolutivo resultante (o de la estasis) que no sigue la trayectoria de la realidad biológica» (Wilson 2003, p. 544).

Sea cual sea la opción que nos parezca más razonable, no debe perderse de vista que determinar si la selección natural actúa realmente en distintos niveles, y cuáles son éstos y en qué medida actúa en cada uno de ellos, es fundamentalmente una tarea con base empírica que compete a los biólogos llevar a cabo. Lo cual no quita para que las clarificaciones conceptuales proporcionadas por la filosofía, como la distinción entre interactor y replicador, hayan podido contribuir a facilitar una respuesta al problema. De hecho, es muy posible que el consenso pluralista alcanzado sea una señal de que el problema filosófico está agotado y que ahora son las cuestiones empíricamente decidibles las que deben desarrollarse. Así parecen creerlo al menos algunos biólogos que prefieren pasar a cuestiones más prácticas, como la de dilucidar el modo en que la selección natural, actuando sobre los niveles más bajos, puede producir unidades de nivel alto (como las sociedades), o bien la de determinar cómo la actuación de la selección natural en un nivel puede afectar a la selección en otro nivel más bajo o más alto (cf. Reeve y Keller 1999).

11
El concepto de gen

11.1. La noción estándar de gen

Hace unos años, el historiador de la ciencia Hans-Jorg Rheinberger declaraba en una entrevista realizada para el diario *El País*: «[El gen] ha pasado de ser la unidad portadora de información genética a algo mucho más complejo. Si hoy se le pide una definición precisa de gen a un biólogo molecular pasaría un mal rato, porque la relación lineal entre el material genético de un organismo y sus funciones metabólicas no es tan sencilla» (*El País*, 9 de mayo de 2001). En este capítulo veremos que Rheinberger no exageraba en absoluto. Los descubrimientos realizados en las últimas décadas acerca de los procesos complejos que acontecen en los ácidos nucleicos durante la transcripción, así como los que afectan a los mecanismos de traducción en polipéptidos o a los efectos finales de las diversas zonas distinguibles en dichos ácidos nucleicos, han conducido a la introducción de modificaciones sustanciales en el concepto tradicional de gen, hasta el punto de que algunos cuestionan hoy la viabilidad de ese mismo concepto y proponen su abandono.

El término «gen» fue introducido en la biología en 1909 por Wilhelm Johannsen, el mismo autor que introdujo la distinción entre fenotipo y genotipo. Curiosamente, el término «genética» había sido empleado ya en 1906. Johannsen pretendía referirse con él a los factores unitarios de la herencia de los que hablaba Mendel. Aunque las cosas fueron en realidad un poco más complicadas de lo que la descripción que los libros de texto deja ver (cf. Lorenzano 2007), Mendel había supuesto que los caracteres de un organismo son producidos por ciertos factores unitarios y estables que se heredan de forma particulada y sin mezcla. Él los llamó «elementos» o «factores». Algunos biólogos notables, con anterioridad al redescubrimiento de los trabajos de Mendel en 1900, habían

especulado con la existencia de una unidad básica de la herencia. Darwin llamó «gémulas» a esas unidades, August Waissmann «determinantes» o «bióforos» y Hugo de Vries las llamó «pangenes». Precisamente, de este último término derivó Johannsen el término «gen».

Durante un tiempo, el término fue empleado de una forma instrumental como recurso explicativo y sin que se presupusiera su correspondencia con una base material determinada. Sin embargo, a lo largo de la década de los 40 del pasado siglo comenzó a cobrar fuerza la tesis de que el material del que estaban formados los genes eran moléculas de ácido desoxirribonucléico (ADN); tesis que se complementaba con la idea de que los genes producían enzimas, correspondiendo un gen a cada enzima concreta. El instrumentalismo inicial dio paso entonces a una concepción realista y material del gen (cf. Gayon 2000). La primera tesis quedó finalmente completada en 1953, año en que James Watson y Francis Crick establecieron la estructura molecular del ADN, quedando claro a partir de entonces cómo podían replicarse los genes y conservar al mismo tiempo a través de las copias una gran estabilidad. Posteriormente se comprobó que el mantenimiento de la estabilidad obedece a mecanismos diversos (mecanismos de «corrección de pruebas» y de «reparación») y no es fruto exclusivo de la estructura del ADN. En cuanto a la segunda tesis mencionada, una vez comprobado que los genes no sólo permitían la síntesis de enzimas, sino de otras proteínas, se transformó en ésta otra: «un gen, una secuencia de aminoácidos».

La definición de gen todavía habitual en los libros de texto es la de una secuencia de ADN que codifica, mediante su transcripción en ARN mensajero, para una cadena polipeptídica, la cual forma ella sola o en unión de otras una proteína. Es lo que se conoce como «definición molecular clásica de gen». En 1959 fue «matizada» por François Jacob y Jaques Monod, quienes mostraron que no todos los genes codifican proteínas estructurales, sino que existen también *genes reguladores* que codifican la formación de proteínas —básicamente factores de transcripción— que controlan la expresión de los otros genes (llamados por contraste *genes estructurales*). En años posteriores se ha descubierto que muchas de las secuencias reguladoras de ADN no regulan la expresión de los

otros genes a través de la formación de una proteína reguladora, sino a través de mecanismos que no incluyen ninguna proteína. Hay secuencias, como los *enhancers*, que sirven como puntos de unión para factores de transcripción, que al unirse a ellos potencian los niveles de transcripción de un gen[120]. Hoy día se cree que menos del 2 por ciento del genoma humano codifica aminoácidos y, por tanto, encaja en la definición estándar de gen. El 98 por ciento restante forma un conjunto abigarrado: o bien es ADN intrónico; o bien son secuencias promotoras o terminadoras, o secuencias *leader*, o *enhancers*, u otro tipo de secuencias con función reguladora; o bien son secuencias que no se transcriben en ARN mensajero, sino en otros tipos de ARNs (como ARN ribosómico —el ARN que cataliza las reacciones que conducen a la síntesis de polipéptidos—, o ARN de transferencia, que es el encargado de transportar un aminoácido hasta la molécula de ARNm en el proceso de síntesis, o microARNs, que tienen función reguladora); o bien son restos evolutivos (pseudogenes, secuencias víricas, etc.); o bien sencillamente es ADN que no interviene en la síntesis de polipéptidos y que no tiene, por el momento, ninguna función conocida (el mal llamado ADN basura) (cf. Keller 2002, pp. 62-6 y Pennisi 2007).

11.2. Problemas con la definición molecular de gen

Éste es, pues, un primer problema con el que tropieza el concepto molecular clásico de gen, ya que si algunos genes reguladores no codifican proteínas no deberían considerarse como genes según la definición de dicho concepto. Podría pensarse que una buena solución de este problema estaría sencillamente en incluir todas las secuencias reguladoras dentro del propio gen, formando parte de él, y definir entonces el gen como la secuencia codificadora más el resto de las secuencias reguladoras que le afectan. Sin embargo, desafortunadamente, la solución no es tan fácil. En procariotas la región reguladora y la codificadora suelen ir unidas, pero no es éste el caso en eucariotas. En eucariotas sucede en ocasiones que una secuencia que actúa como reguladora para un gen esté localizada en otro marco de lectura —en otro lugar de la larga cadena de ADN— situado lejos de aquél, (cf. Griffiths 2002).

Una cuestión también relevante es la de la relación entre el concepto molecular de gen y el concepto mendeliano. Ya vimos en un tema anterior que para la mayoría de los filósofos de la biología la genética mendeliana no es reductible a la genética molecular. Y una de las razones fundamentales que se esgrimen para apoyar esta convicción es que no es posible una traducción directa entre los conceptos de gen empleados por ambas teorías. Si excluímos, por ejemplo, del gen a las regiones reguladoras que no se transcriben en ARNm, estaremos alejando más el concepto molecular del mendeliano ya que el concepto mendeliano es funcional y considera como un gen todo segmento del cromosoma que es el responsable de la posesión de un cierto rasgo. Philip Kitcher (1982, p. 348) señala por ello que hay dos formas principales de entender el gen en su aspecto funcional. Cabe entenderlo como el causante de determinados efectos fenotípicos (macroscópicos), tal como hace la genética mendeliana, o cabe considerarlo como responsable de una acción inmediata: la síntesis de un polipéptido, tal como hace la genética molecular.

En realidad, la situación es más compleja todavía, ya que, dentro de la genética clásica encontramos la suposición inicial de que un gen es una combinación de tres unidades distintas. En ella, en efecto, se considera que el gen es simultáneamente la unidad de función, la unidad de mutación y la unidad de sobrecruzamiento o recombinación. La genética molecular, en cambio, separa las tres cosas. De hecho, ya en los años 40 del siglo XX estaba plenamente establecida la existencia de recombinaciones «intragénicas» (cf. Ruse, 1979, p. 246 y Kitcher 1982b). Precisamente para recoger estas diferencias establecidas por la biología molecular, Seymour Benzer propuso en 1955 utilizar un término distinto para cada una de estas unidades. La unidad de función sería el «cistrón», la unidad de mutación se designaría como «mutón» y la unidad de recombinación como «recón». Los cistrones serían, según Benzer, de mayor tamaño que los recones y que los mutones. Un cistrón incluye generalmente varios miles de pares de bases. Una mutación puede afectar sólo a una parte de un cistrón (puede afectar, por ejemplo, sólo a un par de bases complementarias; de hecho, la unidad de mutación es el par de nucleótidos). Y, análogamente, la recombinación se puede producir en el interior de un cistrón, o

cortando éste por algún lugar (la unidad de recombinación es también el par de nucleótidos complementarios). Esto significa que, desde la perspectiva molecular, queda abandonada la pretensión de la genética clásica a comienzos del siglo XX de identificar el gen como la unidad funcional, de recombinación y de mutación simultáneamente.

El cistrón se define como una parte de la cadena de ADN que codifica un polipéptido y, en tal sentido, recoge lo que pretende expresar la definición molecular estándar. De un modo más preciso se dice que un cistrón es una secuencia de ADN en la que dos mutaciones en *trans* (mutación en ambas copias) no se complementan, lo cual significa que afectan a la misma función. Habitualmente se considera, por tanto, que gen (molecular) es sinónimo de cistrón.

Pero no todos piensan así. Richard Dawkins, siguiendo a G. C. Williams, se adhiere a una noción evolutiva del gen, y lo define como «cualquier porción de material cromosómico que potencialmente dura durante las suficientes generaciones para servir como una unidad de selección natural» (Dawkins 2006a, p. 28). Como vimos, Dawkins piensa que la unidad de la selección natural no es la especie, ni el grupo, ni siquiera el individuo, sino los genes. Está claro que en este sentido un gen no se identifica con un cistrón, ya que puede contener varios cistrones ligados.

Por otra parte, los procesos postranscripcionales —esto es, una vez que el ADN se ha transcrito en ARN mensajero— también ponen en cuestión el concepto molecular clásico de gen. La relación entre un gen (o un cistrón) y un polipéptido no es biunívoca en el caso de los eucariotas[121]. Es decir, no es una relación de uno a uno, sino de muchos a muchos. Hay casos, como el de la inmunoglobulina, en el que una parte de la cadena polipeptídica es codificada por un gen (por una región del cromosoma) y otra parte lo es por otro. Y casos, como el de la calcitonina, en el que el mismo gen codifica dos proteínas distintas —la calcitonina o un polipétido relacionado (CGRP)— según como sean cortados los exones (ver glosario), lo cual depende del tejido donde se produzca el corte.

En efecto, en los eucariotas el fenómeno del *splicing* o empalme alternativo rompe por completo con la idea de «un gen, una cadena polipeptídica». En ellos, el ARNm que es transcrito a partir del ADN

no es siempre el que se traduce a proteínas, sino que sufre previamente un proceso de maduración durante el cual son cortados y eliminados algunos segmentos, denominados «intrones». Los segmentos que permanecen —los «exones»— son entonces vueltos a empalmar dando lugar al transcrito maduro. Este proceso de maduración llega a reducir el número de nucleótidos del transcrito primario o ARNm precursor a menos de una décima parte. La figura 11.1 muestra esquemáticamente este proceso.

Esos empalmes que llevan a cabo los exones no se dan siempre en la misma combinación, sino que, en función de las características del entorno celular, se producen *empalmes alternativos*, según permanezcan unos exones u otros, generándose así diferentes transcritos de ARNm y, por tanto, desembocándose en la formación de diferentes polipéptidos, correspondientes a cada transcrito. En los humanos se estima que los genes que experimentan un empalme alternativo están aproximadamente entre el 20 y el 60 por ciento del total. Las figuras 11.2 y 11.3 representan este proceso de empalme alternativo y sus diferentes resultados dependiendo de los cortes realizados y de las uniones subsiguientes.

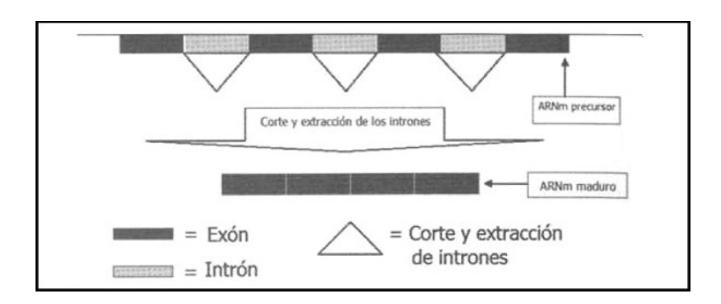


Figura 11.1. Corte de los intrones y formación del ARNm maduro. Adaptado de Downes (2004).

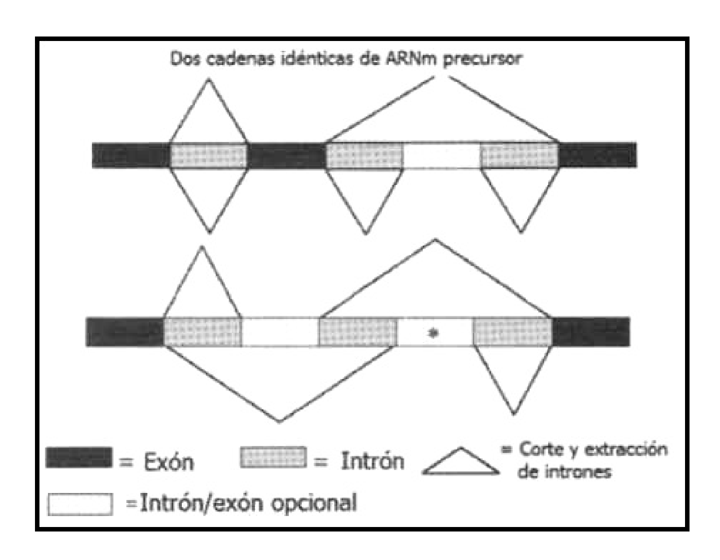


Figura 11.2. Empalmes alternativos en cadenas de ARNm. Adaptado de Downes (2004).

Por lo tanto, esto significa que un mismo gen —incluyendo en él a los intrones— da lugar a diferentes polipéptidos, dependiendo de cómo se produzcan los cortes y los empalmes en el proceso de maduración del ARNm. Dicho de otro modo, variando las señales que recibe del entorno celular, un mismo gen podría formar hasta centenares de proteínas distintas. Hoy se sabe además que todas estas piezas pueden solaparse en distintos genes, es decir, que un exón puede ser utilizado por varios genes y encontrarse en ocasiones a miles de bases de distancia del resto del gen. E incluso pueden encontrarse genes incluidos dentro de otros.

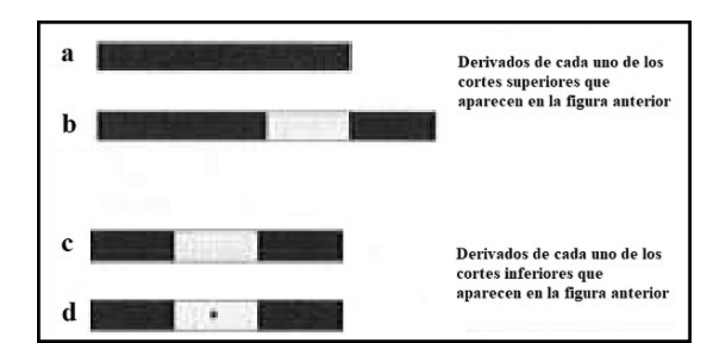


Figura 11.3. Cadenas alternativas de ARNm maduro producto de los cortes realizados. Adaptado de Downes (2004).

Si las complejidades señaladas no son suficientes, resulta además que el ARNm es modificado a menudo en el citoplasma, dependiendo del estado fisiológico de la célula, de modo que pueden generarse también así productos distintos de un mismo ARNm. Es lo que se conoce como «edición del ARNm». Pueden insertarse en él bases que no provienen del ADN correspondiente, o pueden sustituirse alguna de las bases existentes por otras. Esto implica, obviamente, que la proteína que aparece como producto final de una determinada secuencia de nucleótidos en la molécula de ADN variará dependiendo del contexto celular. La misma cadena de nucleótidos original dará lugar a productos diferentes (cf. Burian 2002). No dará siempre, por ejemplo, el mismo producto en el núcleo que en la mitocondria, pues el código genético es ligeramente distinto en cada caso. Por otra parte, la traducción de un mismo ARNm maduro puede comenzar en algunos casos en distintos codones de iniciación presentes en dicha molécula, dando así de nuevo productos diferentes. Y añadamos a eso que la proteína producida es susceptible de modificaciones postraduccionales (fosforilación de aminoácidos, cortes y empalmes en la cadena de aminoácidos, etc.) que cambian su función. Todo ello sumado hace ver con claridad que tampoco ayudaría mucho definir el gen como una secuencia de exones que codifica para**(29)** un polipéptido**[122]**, ya que no ocurre que el resultado final de unos exones sea el mismo en todos los casos. Por otro lado, las señales para que se produzcan los empalmes alternativos implican también a los intrones. Una mutación en un intrón puede modificar el patrón de empalmes e incluso volver no funcional al gen (cf. Wang 2005). De modo que no parece que los intrones puedan ser dejados fuera sin más consideraciones. Esto, para los más escépticos como P. Griffiths (2002), equivale a renunciar a dar una definición estructural del gen, ya que la definición en cuestión debería incluir entonces el modo variable en que una secuencia de ADN es utilizada dentro de la célula en cada caso concreto.

Pero ¿no podríamos escapar de estas dificultades si en lugar de fijarnos en la propia cadena de ADN consideramos que lo que cabe identificar como gen es el transcrito de ARNm maduro que, tras los

procesos de transformación señalados, aparece como el producto final de ARN que va a ser utilizado en la síntesis de proteínas [123] ? Pues parece ser que no, dado que se nos presenta en tal caso una nueva dificultad: «Si tomamos esta opción —escribe Evelyn Fox Keller— (como hacen a menudo los biólogos moleculares) nos encontramos con un problema diferente, pues esos genes existen en el cigoto recién formado sólo como posibilidades y se los designa como tales sólo *a posteriori*. Quizás venga bien una analogía musical: el problema no sería sólo que la música escrita en la partitura no exista mientras no sea ejecutada, sino que los intérpretes reescribiesen la partitura (el transcrito de ARNm) cada vez que la ejecutasen» (Keller 2002, p. 69).

11.3. ¿Es posible una definición única de gen?

Los problemas descritos han hecho que algunos biólogos y filósofos hayan puesto en cuestión la viabilidad actual del concepto de gen, urgiendo su sustitución por conceptos más precisos (cf. Fogle 1990 y Fontdevila 1996). El término «gen» parece haberse diluido en una pluralidad irreductible de cosas que varían de acuerdo con el contexto en que se esté usando y de una disciplina a otra. No es lo mismo el gen tal como lo entiende la genética clásica que como lo entiende la genética molecular o como lo entiende la genética de poblaciones o la genética del desarrollo. «No es ni necesario ni deseable —escribe Charbel N. El-Hani (2007, p. 303)— tener una única definición de "gen" [...]; más bien, lo que necesitamos son conceptos diferentes, útiles en diferentes áreas de la biología, con diferentes compromisos teóricos y prácticas investigadoras. —Como señalan con ironía Sterelny y Griffiths—, los biólogos moleculares parecen a menudo utilizar *genes* como significando "secuencias del tipo que son de interés en el proceso en el que estoy trabajando" (1999, —p. 133). Y en el mismo sentido se expresa Kenneth Waters —: Las complicaciones de la expresión génica y las inconsistencias en el uso de "gen" han llevado a muchos a preguntarse si hay un concepto coherente de gen a nivel molecular o es sólo un cajón de sastre de diferentes conceptos que son designados por el mismo término. De hecho, los biólogos moleculares parecen definir "gen" de cualquier modo que les venga bien en un momento dado, y los

textos individuales suelen presentar definiciones del término que entran en conflicto entre sí» (Waters 1994, p. 178).

Ciertamente, ésta no es una situación confortable para muchos, y sigue habiendo intentos de ofrecer caracterizaciones simples y adecuadas del gen. Lenny Moss se atreve a simplificar esta pluralidad de referentes mencionada en sólo dos entidades distintas. En su opinión, habría que distinguir entre gen-P y gen-D. El gen-P es un predictor del fenotipo (la P viene de la inicial del término inglés «*phenotipe*»[30]). Es el sentido en el que hablamos del gen de los ojos azules o del gen de la fibrosis quística. Éste es el uso del concepto que hace la genética mendeliana, pero también la genética molecular actual emplea el término en este sentido. En cambio, el gen-D es el gen que posibilita el desarrollo (la D viene de «*developpment*»), y se define como una determinada secuencia de ADN que funciona como unidad de transcripción. Éste es el sentido de gen habitual en la genética molecular. Se trata, según Moss, de dos conceptos con funciones explicativas distintas y que no coinciden en la referencia a una misma entidad. Dicho de otro modo, lo que podemos llamar gen-P no puede ser llamado gen-D y viceversa. No hay nada que sea a la vez un gen-P y un gen-D (cf. Moss 2001 y 2002)[124].

Richard Burian, por su parte, ha sostenido que esa diversidad de nociones no conduce a conceptos incompatibles de gen, sino a conceptos complementarios. Su postura encajaría, más bien, con un realismo pluralista: «Los genetistas tratan con una realidad de

múltiples niveles haciendo uso de una batería de conceptos histórica y culturalmente condicionados, conceptos que (con las debidas precauciones) proporcionan descripciones objetivas del mundo y que, a pesar de las aparentes contradicciones superficiales, encajan muy bien con las exigencias del realismo local sobre las entidades teóricas» (Burian 2002).

El empeño de encontrar un concepto de gen que pueda unificar sus distintos usos por parte de los biólogos, al menos en lo que respecta al nivel molecular, es decir, dejando de lado el concepto mendeliano clásico, no carece de simpatizantes. Tal es el caso de C. Kenneth Waters (1994), de quien ya hemos mencionado en un capítulo anterior sus planteamientos reduccionistas, contrarios también a la opinión mayoritaria. Según Waters, el concepto molecular de gen se aplica a una secuencia de nucleótidos (que puede ser de ARN en el caso de los retrovirus) que codifica una secuencia lineal de algún producto de la expresión génica. En cada caso, dependiendo del contexto, el producto puede ser el transcrito primario de ARN, el ARN maduro o un polipéptido. Lo cual implica que el concepto de gen es dependiente del contexto, pero su ambigüedad, según Waters, está únicamente en determinar a qué producto de la expresión génica corresponde. No obstante, la propuesta de Waters, más que una definición unificada de gen, podría ser interpretada como una confirmación de la futilidad del intento de lograrla. Es poco más que una plantilla vacía que debe rellenarse en cada contexto con contenidos distintos e incluso opuestos. Como Waters mismo afirma, la secuencia de nucleótidos que da lugar al transcrito primario no es la misma que la que corresponde al ARN procesado tras la eliminación de los intrones. Una misma secuencia de nucleótidos podría ser considerada como un gen si atendemos sólo al transcrito primario como producto o como varios genes si atendemos a los distintos polipéptidos que se generan como consecuencia del *splicing* alternativo. Los intrones formarían parte del gen si consideramos como producto al transcrito primario, pero no formarían parte del mismo si consideramos como producto un polipéptido. Por otra parte, la definición deja fuera a las secuencias reguladoras. Waters justifica esta exclusión recurriendo a la práctica creciente de los científicos y prediciendo que esta práctica de exclusión se afianzará en el futuro.

Una de las definiciones más inclusivas propuestas recientemente es la de Degeng Wang. En su opinión, en un gen deben incluirse tanto los intrones como las regiones reguladoras: «Propongo que un gen molecular sea interpretado como una región transcrita y las regiones promotoras/reguladoras asociadas, que, en conjunción con la maquinaria celular, dicta la producción y el comportamiento de componentes celulares específicos que llevan a cabo una actividad o actividades bioquímicas específicas en la célula huésped» (Wang 2005, p. 463). Ya hemos visto, sin embargo, que una definición de este tipo ha de enfrentarse al problema del empalme alternativo y a los productos diferentes que se generan en contextos celulares diferentes debido a la edición del ARNm y a las modificaciones postraduccionales de las proteínas. Wang cree resolver esta dificultad señalando que no hay más remedio que asumir que un mismo gen da lugar a productos diferentes en contextos diferentes, pero en su opinión eso no debe llevarnos a la conclusión de que en cada contexto tenemos una noción distinta de gen; se trataría del mismo gen, pero su significado sería distinto en cada caso. El optimismo de Wang no debe hacernos olvidar, sin embargo, que esta definición rompe con la idea tradicional de que un gen es una unidad funcional. Ahora sabemos que no sólo el producto de una determinada secuencia de nucleótidos en la cadena de ADN no tiene por qué ser único, sino que en algunos casos, un único producto es el resultado de la conjunción de dos o más genes estructurales, es decir, el ribosoma utiliza varias moléculas de ARNm para sintetizar un único polipéptido. Si asumimos la propuesta de Wang, es inevitable añadir que un mismo gen puede generar una gran variedad de productos y, por tanto, tener una gran variedad de funciones, así como que, en otros casos un gen sólo puede dar lugar a un producto determinado en conjunción con otros genes, no siendo entonces una unidad funcional [125].

Con independencia de que se logre o no un acuerdo acerca de un concepto unívoco de gen, lo cierto es que, por el momento, tal como ha sido mostrado en un estudio empírico realizado con profesionales de distintas disciplinas biológicas de la Universidad de Sydney, los biólogos tienden a conceptuar los genes de forma distinta dependiendo de la especialidad en la que trabajen (cf. Stotz *et al.* 2004). Según este estudio de sociología de la ciencia, pese a la

popularidad entre todos los biólogos, especialmente los más jóvenes, del concepto molecular clásico de gen y pese a la mayor popularidad aún del concepto mendeliano (el gen como unidad física y funcional de la herencia), cuando se profundiza más, las divergencias son manifiestas si se comparan, por ejemplo, los biólogos moleculares con los biólogos evolucionistas.

12
Evolución y naturaleza humana

12.1. Un debate más allá de lo académico

En los párrafos finales de *El origen de las especies*, Darwin deja escrito, como de pasada, que el estudio de las capacidades mentales desde un punto de vista evolutivo es un campo que quedaba abierto a partir de ese momento y que su desarrollo «arrojará mucha luz sobre el origen del hombre y su historia» (Darwin 1872, p. 428). Él mismo retomó el asunto en dos obras posteriores, *El origen del hombre*, publicado en 1871, y *La expresión de las emociones en el hombre y en los animales*, publicado 1872. Sin embargo, dejando al margen algunas aportaciones pioneras, el estudio de la evolución humana no cuajó realmente hasta bien entrado el siglo XX, con el despliegue de la paleoantropología como ciencia evolutiva basada en el estudio de los fósiles de homínidos. E incluso entonces, los aspectos cognitivos, conductuales y sociales de dicha evolución, que tanto interesaron a Darwin, quedaron relegados a un segundo plano, debido fundamentalmente a los escasos datos empíricos que podían obtenerse al respecto.

La situación comenzó a cambiar a finales del siglo XX. El estudio evolutivo de la cognición y de la conducta social en animales y en humanos se ha convertido desde entonces en un campo emergente y crecientemente productivo. En él, además de la sociobiología y psicología evolucionista, se dan cita otras disciplinas científicas como la paleoantropología cognitiva, la primatología, la etología cognitiva, la ecología del comportamiento, la neurobiología, etc. La mayoría de ellas son de origen muy reciente. Ha sido en estos últimos años cuando estas diversas disciplinas han comenzado a indagar en estas complejas cuestiones y a generar las primeras hipótesis plausibles al respecto. De todas ellas, las que han generado más debate filosófico y —todo hay que decirlo— más críticas han recibido por parte de la comunidad científica, han sido las dos

primeras y en ellas, por tanto, centraremos ahora nuestra atención.

La psicología evolucionista surgió como un intento de síntesis de dos disciplinas previas; las dos de corta historia pero con desigual fortuna: la sociobiologia y la psicología cognitiva. La psicología cognitiva no necesita demasiadas presentaciones, habida cuenta de su enorme desarrollo e influencia en estos años. Se trata de la rama de la psicología que estudia los mecanismos implicados en el fenómeno de la cognición en los seres humanos, aunque para ello recurra también al estudio de los procesos cognitivos en otros animales. Su atención se enfoca básicamente hacia los mecanismos que permiten la captación, el almacenamiento y el procesamiento de la información. Otro es el caso de la sociobiologia. Ésta es, en palabras de su más afamado representante, el entomólogo Edward O. Wilson, «el estudio sistemático de la base biológica del comportamiento social en todo tipo de organismos, incluidos los seres humanos» (Wilson 1999, p. 222). Como puede apreciarse en esta definición, para esta disciplina los humanos, al menos en principio, ocupan un lugar secundario en su atención. No es, pues, el objetivo principal de la sociobiologia el estudio biológico del comportamiento social en los primates humanos. Aunque un libro bastante leído y publicado en 2001 llevaba el desacomplejado título de *El triunfo de la sociobiologia* (cf. Alcok 2001), lo cierto es que esta disciplina no ha tenido una historia muy feliz cuando se ha intentado aplicar a los seres humanos. Entre otras razones, según expondremos a continuación, ello se ha debido en gran medida a las fuertes críticas recibidas, que llevaron incluso a su cambio de designación como «ecología del comportamiento», pero también a sus limitaciones metodológicas. Precisamente, la psicología evolucionista, como sostiene el propio Wilson en el prefacio de la reedición del año 2000 de su gran obra fundacional *Sociobiology: The New Synthesis*, pretende ser la versión actualizada y metodológicamente depurada de la sociobiologia, referida esta vez al ser humano de forma especial e incorporando muchos elementos tomados de la psicología cognitiva, como, por ejemplo, la concepción modular de la mente (cf. Wilson 2000). Leda Cosmides, John Tooby y Jerome Barkow (1992, p. 3) proporcionan una definición más explícita:

> La psicología evolucionista es simplemente la psicología informada por el conocimiento adicional que la biología evolucionista tiene que ofrecer, con la esperanza de que comprender los procesos que diseñaron la mente humana permitirá avanzar en el descubrimiento de su arquitectura. Unifica la biología evolucionista moderna con la revolución cognitiva de un modo que encierra el potencial de reunir todas las ramas dispersas de la psicología en un solo sistema organizado de conocimientos.

Cuando Wilson publicó en 1975 la primera edición de su ya mencionado libro, la etología, representada fundamentalmente por los trabajos de Konrad Lorenz, Nikolaas Tinbergen y Karl von Frisch, había también andado un buen trecho por ese camino del estudio de la conducta animal. También lo habían hecho, de forma independiente, biólogos como William Hamilton y Robert Trivers. El objetivo de encontrar una explicación biológica del comportamiento social, sea o no el humano, era por tanto un objetivo asumido ya por algunas disciplinas con anterioridad a los años 70 del siglo XX. Pero fue la sociobiología y después la psicología evolucionista quienes pusieron este asunto en primera línea de fuego en la agenda investigadora de las ciencias sociales.

La psicología evolucionista ha contado con una recepción más favorable que la que tuvo desde el principio la sociobiología. No en vano su sofisticación teórica y conceptual es mayor. Mientras que la sociobiología trataba de explicar la persistencia de ciertas conductas sociales (o creencias concretas en el caso de los humanos) en función de su valor adaptativo actual, la psicología evolucionista no se ha centrado en las conductas o creencias particulares, sino en los mecanismos psicológicos que las generan y en su función adaptativa en el pasado. Desde sus planteamientos, lo que se selecciona por la parte de la selección natural no son las conductas en sí mismas, sino los mecanismos psicológicos proclives a generar ciertas conductas que, ante los estímulos adecuados, permiten resolver problemas adaptativos con los que ha tenido que enfrentarse nuestra especie a lo largo de su historia. Pero a estas alturas no cabe desconocer que en esa diferente recepción no han sido ajenas las motivaciones extracientíficas. Sus numerosos críticos vieron en la sociobiología una amenaza intelectual con efectos nefastos desde el punto de vista

político-social: «La sociobiología —escribe Richard Lewontin, uno de los más activos junto con Stephen Jay Gould (ambos, por cierto, de convicciones marxistas y ambos compañeros de Wilson en la Universidad de Harvard)— es el último intento, y el más mistificado, de convencer a la gente de que la vida humana es en gran medida lo que tiene que ser y quizás incluso lo que debe ser» (Lewontin 1993, p. 89). Según sus críticos, la sociobiología no habría sido más que el proyecto biologicista de justificar el *statu quo* político y social que conforma nuestra sociedad patriarcal, competitiva e injusta. Si bien la psicología evolucionista ha recibido en ocasiones algunas críticas parecidas, podemos decir que el debate se ha mantenido centrado mucho más en el terreno académico y que los argumentos que se han empleado por parte de los críticos han ido dirigidos más al contenido y efectividad explicativa de sus propuestas teóricas que a sus hipotéticas consecuencias políticas [126] .

¿Por qué lo que se supone que deberían haber sido desacuerdos metodológicos, teóricos o empíricos en torno a ciertas hipótesis se convirtieron con frecuencia en agrias disputas y en críticas cercanas al insulto, incluyéndose alguna agresión física contra Wilson? Sin duda la causa principal de estos desacuerdos estuvo en que los precedentes históricos de los intentos por conectar cuestiones sociales y biológicas (darwinismo social, eugenesia, racismo nazi) habían sido lo suficientemente ominosos como para dejar que se reiniciara tranquilamente el juego. Con esos precedentes, nada bueno debía esperarse de las implicaciones políticas y morales de la sociobiología. Éste fue un punto en el que coincidieron casi todos los críticos. No obstante, una vez pasadas las peores turbulencias, lo cierto es que la sociobiología, bien que sobre todo a través de su sucesora la psicología evolucionista, ha terminado ejerciendo una notable influencia cultural, e incluso se encuentran con cierta frecuencia en los medios de comunicación referencias a una versión pop (y habitualmente desencaminada) de sus propuestas. Wilson fue declarado por el *Time Magazine* en 1996 como una de las 25 personas más influyentes en América (cf. Yudell y Desalle 2000).

12.2. La síntesis de lo biológico y lo social: la sociobiología y la psicología evolucionista

Tras el antecedente establecido por la etología, la sociobiología, como hemos mencionado, cobra carta de naturaleza como campo de estudio con el libro que le dio nombre, publicado por el experto en hormigas Edward O. Wilson en 1975. El libro pretendió explícitamente un cambio de paradigma, y así lo deja claro Wilson en el subtítulo: «La nueva síntesis». Se trataba de integrar la conducta social de los animales dentro del esquema darwinista, de modo similar a como años antes había sido integrada la genética y el darwinismo. La biología se transformaría así en una ciencia básica para las ciencias sociales. El libro en cuestión es un estudio monumental en el que se recoge casi todo lo conocido hasta ese momento del comportamiento de las especies sociales, desde las hormigas y las abejas a los primates. La idea básica que lo articula es el principio de que la conducta social es un producto fenotípico adaptativo que puede estudiarse, como cualquier otro rasgo adaptativo, a través de su origen e historia evolutiva. Si diferentes conductas sociales, como por ejemplo, cooperar con el grupo al que se pertenece, en lugar de ser egoísta, pueden tener un efecto distinto sobre el éxito reproductivo de los individuos que las realizan, y si estas conductas tienen una base genética, entonces las conductas que aumenten la eficacia biológica serán preservadas y extendidas en la población por la selección natural, como lo sería cualquier otro rasgo fenotípico en una situación análoga. Si Wilson hubiera limitado su libro al estudio de diferentes especies sociales hasta llegar los primates no humanos y no hubiera incluido un capítulo dedicado a nuestra especie, el libro probablemente habría sido unánimemente elogiado por los especialistas, como lo fue en el momento de su publicación, y no habría generado más polémica que la discusión habitual entre colegas del mismo campo.

Sin embargo, en el capítulo final, el vigésimo séptimo, titulado «El hombre: de la sociobiología a la sociología», Wilson se arriesgó a dar ese paso. Son apenas una treintena de páginas en las que se aplica a los seres humanos los mismos principios que se han aplicado en el resto del libro a otras especies sociales. En ellas se exponen las posibles raíces biológicas del trueque, del altruismo recíproco, de la división del trabajo, del comportamiento sexual, de los roles sexuales y sociales, del lenguaje, de la religión, de la ética, de la estética, del tribalismo y los lazos grupales, etc. Cosas, todas

ellas, hasta ese momento bajo el dominio casi exclusivo de sociólogos y de antropólogos culturales; entre los cuales, por cierto, la posición absolutamente predominante era que tales cosas sólo podían tener una base cultural sometida a innumerables variaciones históricas y contextuales (una posición que luego ha sido conocida como el Modelo Estándar en las Ciencias Sociales). Todo lo que sonara a un intento de anclarlas en una estructura biológica común a toda la especie humana y que condicionara su insondable plasticidad era anatema. Era ésa, pues, la línea que tanto molestó que Wilson hubiera pisado[127]. Parecía como si no hubiera entendido que hay algo obvio que separa al ser humano del resto de los primates: el enorme papel que la cultura y el mundo simbólico ha tenido en la conformación de lo que éste es como especie. Un papel que sólo un reduccionismo censurable podía complacerse en explicar mediante el recurso a nuestra condición biológica. La cultura, después de todo, nos ha hecho y nos hace muy distintos de lo que hubieran podido hacernos sólo nuestros genes.

Una de las propuestas más conocidas y más discutidas de la sociobiología es sin duda la que se refiere a las diferencias sexuales en las preferencias de pareja. En su forma inicial fue elaborada por Robert L. Trivers (cf. Trivers 1972) y se basaba en la noción, previamente formulada por R. A. Fisher, de «inversión paterna». La inversión paterna es toda inversión, todo gasto o esfuerzo, que un progenitor realiza para incrementar las oportunidades de supervivencia y éxito reproductivo de un hijo/a en particular a expensas de sus posibilidades para invertir en otro hijo/a. Podríamos decirlo de otro modo: es la inversión que un progenitor hace en el éxito reproductivo de un hijo/a a expensas de su propio éxito reproductivo ulterior. Partiendo de este concepto, es fácil ver que los machos de nuestra especie, como los de muchas otras, tienen que realizar una inversión paterna mucho menor que las hembras. Pero lo interesante del asunto es que esto lleva aparejado como resultado una conducta muy diferente en relación con el sexo y con la pareja.

Los machos tienen, a lo largo de casi toda su vida, una gran abundancia de espermatozoides, lo que les ofrece la posibilidad de fecundar a un gran número de hembras. Las hembras en cambio disponen de un número limitado de óvulos durante la época fértil

de su vida. A esto se añade que el embarazo supone para la hembra una inversión costosísima durante nueve meses —en el caso de los humanos—, con peligro además para su vida en el momento del parto. Esta enorme diferencia de costes en el proceso reproductivo hace que hombres y mujeres tengan intereses muy distintos en relación al emparejamiento. La prioridad para un hombre —según la sociobiología— es fecundar a tantas mujeres como pueda, ya que eso extiende sus genes sin tener que asumir los riesgos del embarazo y del parto. La promiscuidad es la estrategia que más aumenta su eficacia biológica. La mujer, en cambio, tiene prioridades muy distintas. Ella no puede evitar pagar los costes del embarazo y del parto, y más adelante, los de la crianza del bebé, si es que quiere que éste sobreviva. Su prioridad es asegurarse de que el hombre que tiene como pareja vaya a ser una buena ayuda durante ese periodo de crianza. Ha de mostrarse, por tanto, remilgada y evasiva en lo referente al sexo, hasta estar segura de que el hombre que ha elegido es el adecuado y, que no sólo no la abandonará a su suerte tras la cópula, sino que cuenta con suficientes recursos como para sacar adelante en buenas condiciones a todos los hijos. Esto hará asimismo que varíen los gustos en lo que resulta atractivo en el otro sexo. Mientras que los hombres se sentirán atraídos especialmente por mujeres jóvenes, con un largo periodo de fertilidad por delante, las mujeres buscarán hombres que den muestras de un alto estatus social, ya que esto ofrece una cierta garantía de abundancia en el periodo de crianza. También variará el modo en que se experimente la infidelidad del otro y, en consecuencia, el modo en que se vivan los celos. El hombre será mucho más intolerante con la infidelidad física (que encierra el peligro de estar criando los hijos de otro hombre) que con la infidelidad emocional o sentimental, mientras que en la mujer sucederá lo contrario. Ésta puede perdonar más fácilmente una infidelidad sexual siempre y cuando el hombre permanezca ligado a ella sentimentalmente [128]. No hace falta describir cómo fueron recibidas estas tesis entre las filas del activismo feminista [129].

Más revuelo aún, si cabe, causó la tesis de Randy y Nancy Thornhill (Thornhill y Thornhill 1987, cf. Thornhill y Palmer 2000) acerca de la violación como una adaptación a situaciones en las que

el hombre experimenta exclusión sexual. Según esta tesis, la conducta del violador, por lo general un hombre joven con bajo estatus social y pocas posibilidades de conseguir pareja, es adaptativa ya que aumenta su eficacia biológica. Esto hace que, en la medida en que la propensión a realizar esa conducta varíe genéticamente de unos individuos a otros, aquéllos que la poseen en mayor grado puedan difundir sus genes con más profusión, extendiendo con ello la propensión a dicha conducta. Una tesis, como puede verse, que incluye suposiciones discutibles; y que resulta sumamente polémica si se interpreta como un eximente de la conducta del violador (cosa que sus autores no pretendían).

Con las propuestas de la psicología evolucionista, el debate ha discurrido, por lo habitual, de un modo más sosegado, y el lenguaje ha sido usado con más cuidado. Los temas de interés de la psicología evolucionista han sido también más amplios que los de la sociobiología. No sólo han atendido a cuestiones sociales relativas al emparejamiento y la conducta sexual o a la agresividad y el altruismo. También han realizado estudios sobre la percepción del color y de los paisajes, sobre cuestiones estéticas y emocionales, o sobre diversos aspectos de la cognición. Dijimos antes que la principal novedad que introduce la psicología evolucionista con respecto a la sociobiología es que, en ella, lo que se considera explicable a través del proceso evolutivo no es la existencia de determinadas conductas sociales, sino la existencia de los mecanismos psicológicos que las ocasionan y posibilitan (a veces de forma muy abierta). La conexión de la presión selectiva y la conducta es, pues, indirecta, a través de esos mecanismos o estructuras mentales. Y puesto que tales mecanismos han sido seleccionados por resolver problemas adaptativos compartidos en el pasado por toda nuestra especie en un entorno de adaptación evolutiva (EEA) común, constituyen algo así como una naturaleza humana de carácter universal, independiente de las peculiaridades culturales. Así lo afirman el antropólogo John Tooby y la psicóloga Leda Cosmides, dos de los investigadores más activos en este campo:

> En realidad, los enfoques adaptacionistas ofrecen la explicación de por qué la unidad psíquica de la humanidad es genuina y no una ficción ideológica; de por qué ésta se

> aplica de una forma privilegiada a las dimensiones más significativas, globales, funcionales y complejamente organizadas de nuestra arquitectura; y de por qué las diferencias entre los humanos causadas por la variabilidad genética que los genetistas han descubierto son marginadas tan extremadamente en propiedades arquitectónicamente menores y funcionalmente superficiales. (Tooby y Cosmides 1992, p. 79)

Aunque la caracterización de la naturaleza concreta de estos mecanismos psicológicos y neurológicos ha quedado hasta ahora algo difusa, lo cierto es que su propuesta presenta diversas ventajas. Por ejemplo, permite alejar la acusación de determinismo que se ha hecho contra ambas disciplinas. Pero sobre todo, mientras que no era fácil aceptar la idea de un sustrato genético para todas las conductas complejas citadas por los sociobiólogos, muy pocos ponen en duda que algunos de los mecanismos psicológicos que caracterizan nuestra mente tienen una base genética y, presentando por ende variación y heredabilidad, son susceptibles de recibir la acción de la selección natural. La psicología evolucionista pretende explicar comportamientos recientes, observables en la época contemporánea, en la medida en que se supone que son el producto de los mismos mecanismos psicológicos surgidos en los momentos iniciales del género *Homo* o en los centenares de miles de años posteriores, cuando estos mecanismos generaban conductas que resultaban adaptativas en el entorno en que nuestros antepasados se desenvolvían por aquel entonces. El modo de hacerlo es reconstruyendo mediante un proceso de ingeniería inversa un problema adaptativo concreto que nuestros ancestros hubieran de resolver en ese pasado remoto, para, a continuación, proponer un mecanismo psicológico que permitiría resolverlo de forma simple y directa. Pero dado que el entorno en que esos mecanismos generaban conductas adaptativas era muy diferente del actual, no se pretende en absoluto que dichas conductas sigan siendo adaptativas hoy en día, como a veces pretendió la sociobiología; más bien la tendencia será la contraria en muchos casos. Eso explicaría por qué perviven de forma tan arraigada algunas conductas perniciosas en el presente, como el gusto por las comidas ricas en grasas y azúcares. En la actualidad producen obesidad, pero en el pasado el gusto por

esos alimentos pudo ofrecer claras ventajas a los individuos que lo poseyeran en mayor grado.

La psicología evolucionista toma de la psicología cognitiva, y particularmente de la obra de Jerry Fodor (1983), un fuerte compromiso con la tesis de la modularidad de la mente. La mente humana no es como un programa de ordenador de propósito general, sino que está constituida por módulos distinguibles y con diferentes funciones, al modo de una navaja suiza. Estos módulos serían el resultado de la adaptación de la mente humana a la resolución de problemas adaptativos concretos con los que tuvo que enfrentarse en la época en que éramos cazadores-recolectores. Cada módulo ha evolucionado de forma distinta, y quizás en momentos distintos, para propósitos específicos, lo que hace que sean independientes unos de otros. Así, por ejemplo, el módulo mental encargado del reconocimiento de rostros es independiente de otros módulos visuales. Esto es algo que se pone de manifiesto en pacientes que han perdido la facultad de reconocer rostros mientras que permanece intacto en ellos el resto de su procesamiento visual. Un módulo mental se caracteriza por dos cosas: está informacionalmente encapsulado y es específico de un dominio. Lo primero significa que cada módulo procede según sus propias reglas de procesamiento y contiene su propio conocimiento de base. Lo segundo, que cada módulo ha evolucionado para resolver un problema específico y sólo es activado en las condiciones concretas en que surge ese problema. Habría así, según los psicólogos evolucionistas, un módulo mental para el reconocimiento de pareja, otro para la detección de los gorrones y los egoístas dentro de un grupo, otro para la adquisición del lenguaje, otro para el reconocimiento de rostros, otro para el uso de herramientas, otro para el establecimiento de relaciones espaciales, otro para el cuidado de los niños, y así un largo etcétera.

Una dificultad con la que tiene que enfrentarse esta propuesta, no bien resuelta por el momento, es la de cuántos módulos mentales poseemos y cuáles son sus tareas. En principio la psicología evolucionista se adhiere a la tesis de la modularidad masiva de la mente. Es decir, no son sólo unos pocos módulos mentales los que poseemos, junto a una unidad de procesamiento central, sino que toda nuestra mente está constituida por ellos y su número puede ser

el de varios miles. Algunos críticos ven aquí uno de los principales puntos débiles de la psicología evolucionista, ya que, llevada al extremo, esta tesis parece sugerir que cada cosa que hace nuestra mente corresponde a un módulo mental. Si hay un módulo para la detección de los gorrones y otro para sentir miedo de las serpientes, como mantienen Tooby y Cosmides, ¿puede decirse que también lo hay para reconocer cangrejos de río? ¿Hasta dónde debe llevarse esa división modular?

12.3. Criticas a la sociobiología y la psicología evolucionista

Las críticas fundamentales que han recibido la sociobiología y la psicología evolucionista han sido muy similares en su contenido, aunque el tono de las mismas fuera distinto. Dejando de lado las que serían aplicables a otras disciplinas de cuyos enfoques y teorías ellas se alimentan (como la referida a la concepción computacional de la mente, a la mera pretensión de que existe algo así como la mente y que ésta puede ser estudiada científicamente, o al adaptacionismo que podría estar en su base), las objeciones principales se aplican a ambas en un mayor o menor grado. Esas objeciones pueden cifrarse del siguiente modo: (a) ambas disciplinas dejan ver un sesgo político conservador en muchas de sus propuestas; (b) en ambas disciplinas se defiende una concepción determinista de la conducta humana que resulta completamente injustificable desde un punto de vista científico; y, finalmente, (c) ambas disciplinas manifiestan una incorregible tendencia a forjar hipótesis especulativas e infalsables y, por tanto, acientíficas (cf. Kurzban 2002). Veamos cada una de ellas con más detalle.

(a) *Sesgo político conservador*: Los intentos de conectar el darwinismo con asuntos sociales a lo largo del siglo XIX y del siglo XX —el darwinismo social promovido por Francis Galton o la *Sozialbiologie* de los nazis, por citar los dos ejemplos más conocidos— no sólo no fueron aceptables desde el punto de vista científico sino que han dejado una imagen sumamente negativa dadas sus nefastas consecuencias para millones de personas. Unas consecuencias que incluyeron desde las prácticas eugenésicas al genocidio cometido contra los judíos. No es de extrañar, por tanto,

que el nuevo intento de conexión protagonizado por Wilson fuera recibido de forma inmediata por algunos de sus colegas de orientación progresista, como Richard Lewontin, Stephen Jay Gould y otros biólogos ligados al grupo *Science for the People*, con una hostilidad total; y ello pese a que Wilson era considerado como un biólogo prestigioso y también progresista. De hecho, entre los objetivos del libro de Wilson estaba el proporcionar argumentos materialistas para debilitar la concepción creacionista del ser humano (cf. Segerstråle 2001, pp. 39-40).

Los críticos atribuyeron a la sociobiología y la psicología evolucionista la pretensión de dictar las pautas de una organización social «correcta», justificando con ello desigualdades de sexo y de clase social. Algunas de sus hipótesis, especialmente las que hacían referencia al comportamiento diferente de los sexos, fueron interpretadas como un intento de justificar y perpetuar la dominación masculina, e incluso —en particular referencia a los trabajos de R. Thornhill y sus colaboradores— la violación. La sociobiología fue vista como una fuente de ideas desactivadoras de posibles reformas sociales progresistas capaces de llevar a una mayor igualdad y justicia social. Si muchas de las desigualdades sociales, incluyendo en ellas los diferentes roles sexuales, tienen un origen biológico y están incardinadas en la propia naturaleza humana, sería supuestamente inútil todo intento de acabar con ellas. Los seres humanos no sólo serían desiguales por naturaleza, sino que sería imposible corregir esas desigualdades. Cualquier intento de reforma social encaminada hacia una sociedad más igualitaria estaría condenado de antemano al fracaso. Éste fue el mensaje profundamente reaccionario que muchos quisieron leer en la sociobiología desde el primer momento. Por otra parte, la propia idea de una naturaleza humana chocaba frontalmente con el multiculturalismo que en los años 70 comenzaba a ocupar ya un papel predominante dentro del mundo académico[130].

Philip Kitcher, quien se cuenta entre los críticos más rigurosos (cf. Kitcher 1985), distinguió entre tres proyectos diferentes: una sociobiología pop, que habría sido la practicada hasta el momento; el estudio evolutivo de la conducta de los animales no humanos, que habría sido llevado a cabo por los sociobiólogos, si bien no sólo por ellos; y una futura disciplina que hiciera esto mismo con la

conducta de los seres humanos, pero con más acierto científico del alcanzado por Edward Wilson, Robert Trivers, Richard Dawkins y otros partidarios de la sociobiología pop. Es el primero de estos proyectos y no los otros el que resulta problemático en su opinión. La sociobiología pop se habría centrado en la explicación evolucionista de la conducta humana y particularmente de algunas conductas, como las relaciones de género o la agresividad y el racismo, que tienen un marcado carácter político y moral, tomando como base algunas ideas obtenidas del estudio evolutivo de la conducta de otras especies animales. El problema es, como decimos, que, al defender el carácter innato de estas conductas, los sociobiólogos socavan los intentos de llevar a cabo políticas encaminadas a acabar con actitudes discriminatorias e injustas. Kitcher señala razonablemente que cuando un estudio científico encierra una peligrosa carga política que puede ser eventualmente utilizada para justificar situaciones injustas, los estándares de rigor en la evidencia que debe proporcionarse y en la autocrítica deben ser los más altos. Para él, la sociobiología había adolecido con demasiada frecuencia de falta de rigor en esos aspectos [131]

Sin embargo, excesos e ingenuidades aparte —que no puede negarse que los ha habido, especialmente en la sociobiología pop—, los partidarios de la sociobiología y de la psicología evolucionista han insistido siempre en que una cosa es intentar explicar evolutivamente ciertos comportamientos y otra muy distinta darlos por buenos o por justificados moralmente. Incluso si el machismo o la xenofobia tuvieran una explicación evolutiva, eso no implicaría que una sociedad libre e igualitaria no debiera condenar e intentar erradicar de su seno los comportamientos machistas y xenófobos. También la agresividad tiene una base evolutiva y, sin embargo, condenamos y encarcelamos a los violentos cuando su conducta es delictiva. El conocimiento de lo arraigados que pueden estar esos comportamientos en nuestra especie podría, más bien, tener un efecto positivo, ya que contribuiría a que fueran tomados más en serio por los políticos y los agentes sociales, y ello a su vez permitiría adoptar mejores medidas para su corrección. Ese conocimiento podría, por ejemplo, hacernos entender que para luchar contra la xenofobia no basta con unas pocas lecciones de ética en las escuelas, sino que es más importante el mejor

conocimiento del extraño, de modo que éste deje de ser visto como una amenaza. Podríamos tomar igualmente medidas más eficaces contra el nepotismo, especialmente en los cargos públicos, si sabemos que es una conducta que no se debe a la deficiente educación recibida por algunas personas, y que, por razones evolutivas, todos podemos tener una cierta predisposición a ejercerlo. Podríamos intentar ir contra las auténticas causas de la violencia de género si comprendemos que no se deben (exclusivamente) a una estructura social desigual e injusta con la mujer, a una educación machista de los hombres, o a una lucha de poder entre los sexos (cosas, todas ellas, que ciertamente se dan en nuestra sociedad), sino que estas circunstancias quizás obedezcan conjuntamente a causas más profundas, arraigadas en nuestra psicología, y con un origen en nuestra historia evolutiva. Aunque la naturaleza humana no es completamente maleable, como pensaron hace unas décadas los ambientalistas radicales, el que tenga una base biológica no significa que nuestras conductas sociales no puedan ser modificadas, entre otras razones porque el ambiente es un elemento imprescindible en el desencadenamiento de esas conductas. En lugar de empeñarnos en hacer de los seres humanos, mediante la educación, la indoctrinación o la presión de lo políticamente correcto, unos agentes morales intachables —empresa que podemos dar de antemano por condenada al fracaso—, en lugar de buscar la sociedad perfecta, podríamos más bien concentrar nuestras energías en cambiar las condiciones sociales concretas que facilitan la aparición de las conductas que consideramos reprobables y en despertar la conciencia de lo arraigadas que pueden estar en nosotros las tendencias que las desencadenan. Puede decirse, por tanto, que desde el punto de vista de la sociobiología y la psicología evolucionista, el cambio en el ambiente es, tal como sostiene el ambientalista, el mejor modo para mejorar la sociedad, pero no porque con ello estemos cambiando al ser humano como tal, sino porque podemos evitar así las condiciones desencadenantes de conductas antisociales. La filósofa darwinista Helena Cronin lo ha expresado de forma sucinta:

> La lección para el compromiso político exitoso está clara. Si queremos cambiar el comportamiento, cambiemos el entorno. Pero qué constituye un entorno relevante y cómo

> reaccionaremos ante él depende de la evolución de nuestra mente. Por eso, la comprensión de la evolución psicológica de nuestra especie (de nuestras disposiciones y preferencias, nuestras motivaciones y deseos) es vital para la acción política. Nos dirá qué aspectos de nuestro entorno tienen que alterarse para lograr los fines deseados. La tarea consiste, pues, en entender la naturaleza humana, no en cambiarla. (Cronin 2011, pp. 48-49)

Finalmente, aun suponiendo que la sociobiología y la psicología evolucionista hubieran llevado hasta ahora a conclusiones que sólo se hubieran utilizado para reforzar ideas políticas conservadoras —cosa que sería injusto afirmar—, sus defensores podrían añadir que ese uso es ilegítimo y que nada obliga a que siga siendo así en el futuro. Los investigadores que se adscriban a la izquierda política no deberían, de acuerdo con esta réplica, automarginarse de un campo de estudio que pretendidamente ofrece un enfoque renovador para las ciencias sociales sólo porque se haya hecho un mal uso de algunas de sus hipótesis más polémicas. Los méritos potenciales de dicho campo deberían juzgarse por sí mismos, con independencia de las simpatías políticas de los que más entusiastas se hayan mostrado hasta el momento. No tiene por qué haber nada intrínsecamente conservador en el estudio de las bases biológicas de la conducta social humana. El miedo de que una aproximación biológica a lo social desemboque en el darwinismo social o en el racismo debería haber quedado ya superado. Ni los avances en los controles metodológicos ni la sensibilidad de la comunidad académica permitirían hoy que pasaran por científicas esas ideas u otras similares. Por otra parte, está claro que obtener mandatos morales o políticos de ideas científicas es cometer la falacia naturalista, y que, pese a ser un vicio en el que científicos —incluyendo al propio Wilson— y humanistas caen repetidamente, desde los tiempos de Hume al menos es fácil prevenir contra él.

Peter Singer ha intentado disipar los recelos de una parte de la izquierda política hacia el enfoque evolucionista de la conducta social. En uno de sus libros, escribe: «ha llegado el momento de que la izquierda se tome en serio el hecho de que somos animales evolucionados y de que llevamos el sello de nuestra herencia, no sólo en la anatomía y en el ADN, sino también en nuestro

comportamiento. En otras palabras, ha llegado el momento de desarrollar una izquierda darwiniana» (Singer 2000, p. 15). Singer va tan lejos como para afirmar que una izquierda darwiniana debe «aceptar que existe algo así como una naturaleza humana y tratar de saber más de ésta, de modo que las medidas políticas puedan basarse en los mejores datos disponibles sobre cómo son los seres humanos» (p. 86). Esto y no otra cosa es, empero, lo que han pretendido la mayor parte de los sociobiólogos y psicólogos evolucionistas, aunque no siempre lo hayan conseguido transmitir.

(b) *Determinismo*: Tanto la sociobiología como la psicología evolucionista han sido acusadas frecuentemente de conceder a los genes un control total sobre el sobre el organismo y, muy en particular, sobre el cerebro, es decir, han sido acusadas de mantener un determinismo biológico bastante craso. Los seres vivos serían y harían básicamente lo que dictan sus genes, y en esto el ser humano no constituye una excepción. En su forma fuerte y más controvertida, el determinismo biológico sostiene que las características psicológicas, morales y sociales de los seres humanos no sólo dependen, sino que vienen determinadas por sus características biológicas, especialmente por su dotación genética. El aprendizaje o las influencias ambientales desempeñarían un papel menor en el despliegue de dichas características. El determinista no niega toda importancia al ambiente en el desarrollo humano. Ningún biólogo desconoce que todo organismo es el resultado de una interacción entre su genotipo y el ambiente. El determinista considera más bien que el ambiente forma el sustrato necesario para que se desplieguen ciertas capacidades, pero es la dotación genética la que explica que sean esas capacidades y no otras las que se desplieguen, y que lo hagan de un modo específico o de otro. Por eso, los cambios en el ambiente, excepto en los casos drásticos que hagan inviable al organismo, no pueden anular por completo las diferencias entre las capacidades de los individuos. Kitcher ve precisamente en este punto la raíz de los problemas políticos denunciados como consecuencias perniciosas de la sociobiología:

> El impacto político de la sociobiología no puede ser medido simplemente aislando las tesis que ofenden a las

> sensibilidades utópicas, las afirmaciones de una asimetría sexual y el énfasis en la lucha competitiva por la posición de dominancia. Buena parte de la literatura sociobiológica está marcada por un enfoque general de la conducta humana que puede ser usado fácilmente para apoyar opiniones dañinas. Como ponen el acento en la base genética de la conducta, muchos sociobiólogos parecen estar refrendando la estrategia de ligar las diferencias comportamentales a las diferencias genéticas, y esta estrategia alienta la denigración de grupos raciales y sociales particulares. (Kitcher 1985, p. 6)

Richard Lewontin había sido, ya con anterioridad a la publicación del libro de Wilson, un crítico reconocido del determinismo biológico. Pese a ser una posición popular entre muchos biólogos, según cree Lewontin, se trata de una posición insostenible. No estamos determinados por nuestros genes. Somos el resultado de una compleja interacción entre nuestros genes y el entorno; interacción en la que el entorno es mucho más que un mero sustrato posibilitador. «El desarrollo depende no sólo de los materiales que hemos heredado de nuestros padres […] sino también de la temperatura, humedad, nutrición, olores, visiones y sonidos particulares (incluyendo lo que llamamos educación) que afectan al organismo en desarrollo» (Lewontin, 1993, p. 26). Además, existe un «*ruido*» en el desarrollo producido por las variaciones aleatorias presentes en el crecimiento y división celular. Variaciones que provocan que, por ejemplo, la mosca de la fruta tenga diferente número de cerdas bajo el ala derecha que bajo el ala izquierda, aun cuando tenga el mismo número de genes a ambos lados y ambos lados hayan estado expuestos a las mismas condiciones ambientales; o que los gemelos idénticos tengan huellas dactilares distintas, e incluso que cada uno de nosotros tenga huellas dactilares distintas en la mano derecha y en la mano izquierda (cf. p. 64).

Debe tenerse en cuenta asimismo que las diferentes capacidades debidas a la variación en los genes pueden variar según el entorno, de modo que la variación causada genéticamente en una población es relativa a dicho entorno. En un entorno particular los mismos genes pueden producir mucha variación y en otro entorno producir una variación apreciablemente menor. Y en el caso de los humanos

hay que añadir que la cultura puede anular esas diferencias. Del mismo modo, la diferencia en los genes puede hacer que diversos individuos posean una sensibilidad muy distinta a los cambios en el entorno, o que haya aspectos del entorno que dejen de ser relevantes. Así, el tamaño de una bacteria, algo que es debido a sus genes, hace que la gravedad no sea una fuerza relevante para ella, mientras que sí lo es para el ser humano; en cambio es relevante para una bacteria el movimiento browniano de partículas en suspensión, y no lo es para el humano. En otras palabras, genes y entorno interactúan de una manera indisociable (cf. Lewontin 1993, pp. 29-30). Por ello, según Lewontin, no tiene sentido hablar del entorno como algo independiente del organismo: «así como no hay organismo sin entorno, no hay entorno sin organismo» (p. 109). Los organismos, más que experimentar el entorno, lo crean mediante sus actividades. En tal sentido, se ha de reconocer que los genes de un organismo contribuyen a crear su entorno. Pero, a su vez, el entorno influye sobre sus genes.

Por otra parte, la finalización del Proyecto Genoma Humano ha significado un debilitamiento muy notable en las pretensiones iniciales del determinismo. El descubrimiento de que el ser humano, pese a toda su complejidad, tiene aproximadamente unos 30 000 genes, pocos más que un ratón, y que hay plantas con mayor número de genes en su genoma, ha llevado a la conclusión de que muchos rasgos no pueden estar directamente controlados por los genes, sino que obedecen a procesos que se desencadenan durante el desarrollo y que dependen en lo sustancial de factores ambientales. Esto es algo que ya señalaba el propio Lewontin a comienzos de los años noventa del pasado siglo: «El hecho más importante acerca de los genes humanos es que ayudan a hacernos tan grandes como somos y a que tengamos un sistema nervioso con tantas conexiones como tiene. Sin embargo, no hay genes suficientes para determinar la forma y la estructura detallada de este sistema nervioso, ni de la consciencia que es un aspecto de dicha estructura» (p. 123).

Un caso famoso que fue utilizado en su día como defensa del determinismo parece haber quedado descalificado por el momento. En 1993 Dean Hamer anunció que había encontrado un gen en el

cromosoma X que influía de forma notable en la orientación sexual. Un estudio previo había mostrado que casi la mitad de la tendencia de un hombre a ser homosexual debía tener una explicación genética. En dicho estudio se contabilizaron 54 hombres homosexuales que tenían gemelos fraternos; resultando que los gemelos de 12 de ellos eran también homosexuales. Asimismo se observaron 56 hombres homosexuales que tenían gemelos idénticos; los gemelos de 29 de ellos eran también homosexuales. Con este antecedente Hamer estudió a 110 familias con hombres homosexuales y encontró que la homosexualidad parecía transmitirse por la línea materna. Comparó un grupo de marcadores genéticos entre hombres homosexuales y heterosexuales y halló que en la región Xq28 del cromosoma X el 75% de los homosexuales tenían la misma versión de este marcador. No obstante, estudios posteriores realizados por otros científicos no han logrado encontrar ese mismo vínculo entre la homosexualidad y dicha región del cromosoma X (cf. Ridley 2001, pp. 216-20). A este respecto podría citarse también el estudio publicado en 1991 por Simon Le Vay en la revista *Science* en el que se mostraba que el tercer núcleo intersticial del hipotálamo anterior (INAH-3) de la región preóptica medial del hipotálamo es de dos a tres veces mayor en los hombres que en las mujeres, mientras que en los hombres homosexuales tiene el mismo tamaño que en las mujeres. Queda, sin embargo, por determinar si estas diferencias son innatas y obedecen a causas genéticas o son debidas a influencias ambientales durante el desarrollo perinatal o incluso durante el desarrollo desde la infancia hasta la edad adulta. Le Vay ha prevenido posteriormente contra la conclusión precipitada de que su artículo probaba la existencia de una base genética para la homosexualidad. El estudio ha sido criticado además por el tamaño de la muestra en el que se basó (41 cadáveres) y por el hecho de que los homosexuales habían muerto de sida, sin que se descartara previamente que esto pudiera haber influido en el resultado.

Cuando se habla de genes y de conducta, hay algo que conviene tener siempre presente: lo que hacen los genes, con la ayuda de la compleja maquinaria celular, es intervenir en la síntesis de proteínas. Y entre una proteína y una conducta hay un largo trecho que no debe ser obviado. Siendo esto cierto, hoy no puede ponerse

en duda que, por caminos aún en buena medida desconocidos, los genes influyen en nuestra conducta (una forma bastante directa de conexión es la síntesis de neurotransmisores). Así lo muestran los hallazgos de una disciplina originada en los años 60 del siglo XX: la genética de la conducta. Los estudios con gemelos y con hijos adoptados indican que la personalidad de un individuo no viene determinada por la personalidad que tuvieran sus padres, sino que viene dada por la interacción de los genes y las relaciones sociales. Hay un caso particularmente claro de cómo la bioquímica del cerebro (y por tanto su base genética) puede influir en la conducta. Se trata de una familia holandesa en la que los hombres han sido delincuentes durante tres generaciones. Estos sujetos tienen una mutación muy rara de un gen del cromosoma X, el gen de la monoaminooxidasa A. La monoaminooxidasa tiene como función, entre otras cosas, la de catalizar la oxidación de la serotonina (que es una monoamina). Dicha mutación produce el efecto de reducir los niveles de serotonina hasta valores anormalmente bajos. Ahora bien, la serotonina es un neurotransmisor que inhibe el enfado y la agresividad. Niveles bajos de serotonina están correlacionados con conductas agresivas, (cf. Ridley 2001, pp. 313-4 y 546-7). Esto no implica, claro está, que los genes determinen en general la conducta, pero sí que ciertos genes, en circunstancias concretas, producen efectos claros sobre ella.

Aunque Wilson y los principales psicólogos evolucionistas han sido acusados de deterministas genéticos, ellos suelen rechazar vehementemente tal acusación. Otra cosa es que sus críticos estén dispuestos a aceptar sus razones. En su defensa, los psicólogos evolucionistas arguyen que su disciplina reconoce sin ambages la interacción entre genes y ambiente. Sostener que nuestra conducta o nuestros mecanismos psicológicos están sujetos al proceso de selección natural, igual que otros rasgos fenotípicos, no es equivalente a afirmar que están genéticamente determinados. Muchas adaptaciones tienen una base genética pero sus manifestaciones físicas concretas están sometidas a influencias ambientales que pueden modificarlas profundamente. Algunos psicólogos evolucionistas han escrito en ocasiones sobre ciertos temas como si olvidaran esto, pero es inevitable que vean en la acusación global de determinismo, aplicada a todos ellos, una

crítica desmesurada que malinterpreta las afirmaciones reales de la psicología evolucionista(31). Wilson en particular escribe al respecto:

> La imagen biológica general del origen de la naturaleza humana ha repugnado a algunos escritores, incluidos algunos de los más perspicaces intelectuales de las ciencias sociales y de las humanidades. Están equivocados, estoy convencido. Interpretan equivocadamente la coevolución entre los genes y la cultura, y la confunden con el determinismo genético rígido, la desacreditada idea de que los genes dictan determinadas formas de cultura. Creo que las preocupaciones razonables pueden disiparse con el siguiente argumento. Los genes no especifican convenciones complejas tales como el totemismo, los consejos de ancianos y las creencias religiosas. Por lo que yo sé, no existe científico serio o estudioso de las humanidades en sus cabales que hayan sugerido nunca tal cosa. En lugar de eso, los complejos de reglas epigenéticas basadas en los genes predisponen a las personas a inventar y adoptar tales convenciones. (Wilson 1999, pp. 246-7)

Por otra parte, si atendemos a las tesis de la psicología evolucionista, la acusación de determinismo puede ser contestada no sólo atendiendo a la influencia del ambiente sobre nuestros genes, sino a la rica interacción entre los diversos mecanismos psicológicos, que hacen que nuestra conducta sea muy variada y no dictada por nuestros genes. Edward Hagen ha señalado que esta variedad se obtendría aun cuando se supusiera que nuestros mecanismos psicológicos están genéticamente determinados:

> Mecanismos genéticamente determinados no implican una conducta genéticamente determinada. Así como la arquitectura universal genéticamente determinada de huesos y músculos puede generar una enorme variedad de movimientos diferentes, así también una arquitectura psicológica universal genéticamente determinada que evolucionara para estar exquisitamente ajustada a las circunstancias ambientales locales puede producir

> innumerables resultados conductuales en diferentes individuos con diferentes experiencias y en diferentes situaciones. Si el cerebro tuviera sólo 20 mecanismos independientes, cada uno de los cuales pudiera estar sólo en uno de dos estados en función de las condiciones ambientales, el cerebro tendría 2^{20}, esto es, alrededor de un millón de estados diferentes y, potencialmente, el correspondiente número de conductas diferentes. Puesto que el modelo del cerebro de la psicología evolucionista postula un gran número de mecanismos especificados de forma innata (quizás cientos o miles), la mayor parte de los cuales es sensible a las condiciones ambientales, el cerebro puede estar potencialmente en un número astronómicamente grande de diferentes estados con diferentes resultados conductuales, incluso si muchos de esos módulos no fueran independientes unos de otros. (Hagen 2005, pp. 168-169).

Finalmente, si bien esto es una réplica *ad hominem* que no afecta al contenido de esta crítica, los defensores de la sociobiología y la psicología evolucionista han señalado que la acusación de determinismo genético imputada a ellos ha sido realizada en numerosas ocasiones desde posiciones deterministas ambientales, lo cual no deja de encerrar una cierta ironía. Ante esta paradójica circunstancia Matt Ridley escribía: «en uno de los divertimentos más grandes de todos los tiempos, los científicos sociales se las arreglaron durante casi un siglo para convencer a pensadores de muchas clases de que la causalidad biológica era determinismo en tanto que la causalidad ambiental conservaba el libre albedrío; y que los animales tenían instinto, pero los seres humanos no» (Ridley 2001, p. 172).

(c) *Infalsabilidad y carácter especulativo*: Dado que la pretensión de la sociobiología y de la psicología evolucionista es explicar la conducta social humana a partir de su función adaptativa y dado que, como suele decirse, las conductas y la mente no fosilizan, ambas disciplinas han sido acusadas de proporcionar especulaciones incontrastables sobre el modo en que nuestros ancestros se comportaban, y de presuponer una función adaptativa de ciertas conductas actuales sin ninguna prueba de que realmente

sean conductas que aumentaran la eficacia biológica de los individuos que las practicaran en el pasado remoto. Se ha acusado a sus defensores de inventar «*just-so stories*[132]», historias meramente plausibles que muestran que una conducta pudo surgir porque cumplía una determinada función adaptativa. Es muy fácil, según los críticos, inventar historias de este tipo para cualquier conducta. El mero hecho de que pueda ser imaginada una historia plausible no representa, obviamente, ningún apoyo en favor de la explicación evolucionista de esa conducta.

La historia así inventada constituye además en casi todos los casos una hipótesis infalsable porque ninguna evidencia empírica sería capaz de desmontarla y todo nuevo dato aparentemente contrario podría ser encajado en ella realizando las oportunas modificaciones. Esto es algo similar a lo que, según Karl Popper, hicieron en su momento el psicoanálisis y el marxismo, hasta convertirse ambas teorías en pseudocientíficas. En muchas ocasiones ni siquiera se contemplan explicaciones alternativas, incluyendo explicaciones no adaptativas, que podrían encajar igualmente bien con los datos disponibles. Algunos mecanismos psicológicos podrían ser meros subproductos evolutivos de una presión selectiva actuando en realidad sobre otros rasgos. Para sus críticos, por tanto, la sociobiología adolece de un adaptacionismo extremo puramente especulativo y extrapola con demasiada facilidad las conclusiones obtenidas sobre la conducta animal a la conducta humana. Las objeciones planteadas por Gould y Lewontin contra el tipo de explicaciones evolucionistas prevaleciente en la Teoría Sintética (ver capítulo 3) serían aplicables aún con más razón a los defensores de la sociobiología y de la psicología evolucionista (cf. Gasper 1992).

Los partidarios de ambas disciplinas, sin embargo, se defienden aduciendo que algunas de sus hipótesis pueden ser contrastadas a través de estudios transculturales que muestren la universalidad de ciertos tipos de conductas que son las que, para ellos, han cumplido una mayor función adaptativa en el pasado, y en algunos casos tal contrastación se ha producido. Por ejemplo, se ha comprobado que a través de diversas culturas, y con independencia de que los gustos se inclinen por la delgadez o por la mayor exuberancia física, los hombres encuentran siempre atractivas a mujeres cuya relación

cintura/cadera está cercana a
0,7
. Ésta es una medida que suele ser la de las mujeres sanas en época fértil (cf. Singh y Luis 1995). Otros ejemplos de contrastaciones empíricas de hipótesis sociobiológicas que se mencionan son: las encuestas realizadas entre jóvenes de diferentes países y culturas que muestran diferencias significativas —en el sentido indicado por la sociobiología— en el modo en que los hombres y las mujeres experimentan los celos; los datos recogidos en diversos países acerca del alto porcentaje de divorcios realizados a iniciativa de la mujer en los que la causa era la incapacidad del padre de proporcionar recursos adecuados a la descendencia; o las coincidencias transculturales en el tipo diferente de pareja que hombres y mujeres suelen elegir a la hora de cometer adulterio (cf. Alcock 2001, pp. 78-80, Buss 2003). Aunque Alcock (p. 218) afirma que «las conclusiones científicas contrastadas de los sociobiólogos son legión», a nadie se le escapa, sin embargo, que en este camino de la contrastación empírica queda todavía mucho por recorrer.

En cuanto a la acusación de adaptacionismo extremo, los psicólogos evolucionistas no tienen inconveniente en señalar rasgos mentales de importancia que son considerados como subproductos evolutivos y no como adaptaciones. Uno de los más importantes investigadores en este terreno, el psicólogo Steven Pinker, subraya que la capacidad para leer no es una adaptación producida mediante selección natural, sino un efecto colateral de disponer de otros módulos que sí son adaptaciones: el módulo para la visión y el módulo para el lenguaje.

Se ha dicho también que algunos de los supuestos centrales de la sociobiología y de la psicología evolucionista están desconectados de los avances en otras disciplinas científicas y/o son puramente especulativos. Por ejemplo, desde el campo de la propia psicología, la tesis de la modularidad masiva de la mente ha recibido duras críticas. Ni siquiera el propio Fodor ha visto esta metástasis de la modularidad con buenos ojos (cf. Fodor 2000). Fodor postuló sólo módulos mentales para los estímulos sensoriales y para el lenguaje, pero todos ellos concurrían en un procesador central no modular, sin el cual la propia noción de módulo carecía de sentido. En particular, la existencia de un módulo del lenguaje —un poco la

joya de la corona entre los módulos mentales—, ha sido considerada como altamente implausible por algunos especialistas, con el argumento de que su base neurofisiológica tendría que haberse formado íntegramente desde un principio (cf. Suplizio 2006[32]). Esto, sin embargo, no parece una objeción decisiva, puesto que desde los presupuestos de la psicología evolucionista, nada impide que el módulo del lenguaje, caso de que exista, sea una exaptación, es decir, un módulo que inicialmente cumplía otra función adaptativa y que fue cooptado posteriormente para el procesamiento del lenguaje.

Según el presupuesto central de la psicología evolucionista, la mente humana está adaptada a las condiciones ambientales del Pleistoceno (el periodo que comienza hace 1,8 millones de años y termina hace unos 10 000 años), que es la época durante la cual apareció y ha evolucionado el género *Homo*, y no, por tanto, a las condiciones de la época actual, que representarían un porcentaje mínimo de ese periodo evolutivo. Esto explicaría, entre otras cosas, nuestra fobia a las serpientes —en lugar de a los coches o a las pistolas, que son hoy mucho más letales— o nuestro gusto por los alimentos azucarados o grasos. Un fuerte deseo por los alimentos grasos y azucarados, dado su enorme poder nutritivo, habría sido muy adaptativo en una época en la que la obtención de estos y otros alimentos era rara y difícil. Hoy en día, sin embargo, cuando ese tipo de alimentos abunda a nuestro alrededor y ya no hay dificultad en conseguirlos (excepto en algunos países pobres), el mecanismo psicológico que provee ese fuerte deseo permanece, pero entonces deja de tener esa función adaptativa, siendo por el contrario perjudicial para nuestra salud. Los críticos de esta tesis no cuestionan por lo general que algunos mecanismos psicológicos del ser humano hayan surgido y evolucionado durante el Pleistoceno. Lo que buscan es subrayar la importancia de la evolución de la mente de nuestros ancestros en periodos anteriores al Pleistoceno y de nuestra propia mente durante el Holoceno, nombre con el que se designa al periodo que cubre los últimos 10 000

años aproximadamente. Con respecto a los periodos anteriores, parece lógico pensar que los mecanismos psicológicos responsables del miedo y la huida ante los depredadores, evolucionaron y se «solidificaron» mucho antes del Pleistoceno, en nuestros ancestros prehomínidos. En cuanto al periodo posterior, los críticos consideran que no es un lapso de tiempo demasiado pequeño como para descartar de antemano la evolución y fijación de importantes mecanismos psicológicos en los seres humanos. Al fin y al cabo, la tolerancia a la lactosa se fijó en diversas poblaciones humanas en un periodo aún más breve, después de que nuestra especie domesticara a los animales de los que obtenía leche. Estas observaciones son aceptadas por algunos psicólogos evolucionistas, con lo que la discusión se ha convertido en una cuestión de énfasis en ciertos periodos evolutivos más que en otros (cf. Starratt y Shackelford 2010 y Downes 2010).

Finalmente, la propia existencia de una naturaleza humana, compartida por todos los miembros de nuestra especie, y constituida básicamente por unos mismos mecanismos psicológicos productos de nuestra exclusiva adaptación a las condiciones ambientales del Pleistoceno, ha sido negada desde planteamientos evolucionistas. La idea de una naturaleza humana, tan brillante y pasionalmente defendida por Steven Pinker y otros psicólogos evolucionistas es considerada por muchos filósofos de la biología como una recuperación del pensamiento esencialista que el darwinismo había contribuido a desterrar de la biología (cf. Pinker 2002, y para una crítica Buller 2005, cap. 8). Pero, como vimos en un capítulo anterior, lo que el pensamiento poblacional propio del evolucionismo y los estudios genéticos nos han enseñado es que en toda especie biológica la variación individual es tan grande que resulta imposible determinar un conjunto de condiciones necesarias y suficientes, sean estas fenotípicas o genotípicas, para que un individuo sea considerado miembro de dicha especie. En el caso de los seres humanos esa diversidad es aún mayor en lo que se refiere a las conductas sociales. No parece posible reducir esa enorme diversidad cultural a unos pocos factores biológicos (genéticos) o a mecanismos psicológicos presentes en todos y cada uno de los miembros de nuestra especie. Esta objeción, no obstante, tampoco es decisiva, puesto que según vimos en su momento, existe la

posibilidad de aceptar que los seres humanos constituyen un género natural (y comparten de forma flexible una agrupación de rasgos no fijos que podríamos considerar constitutivos temporalmente de su naturaleza) sin comprometerse por ello con el esencialismo. No está probado que la variabilidad y la plasticidad cultural de las conductas humanas esté reñida con una concepción de este tipo de la naturaleza de nuestra especie.

12.4. El lado filosófico: la epistemología evolucionista

El surgimiento de la sociobiología y de la psicología evolucionista coincidió con un punto de inflexión en el estudio de la cognición en seres humanos y en animales. Durante mucho tiempo, aunque con notables excepciones, como la del propio Darwin, los científicos habían pensado que las capacidades cognitivas humanas escapaban a una auténtica explicación evolutiva basada en la selección natural, y en cuanto a los animales, se pensaba que su conducta era puramente instintiva. El cuerpo podría ser tenido como producto de la evolución, pero la mente era otra cosa. De hecho, hasta hace bien poco resultaba chocante, y movía a muchos al rechazo inmediato, hablar de inteligencia animal, de cognición animal o de mente animal. Los animales podían parecer a veces muy «listos» si uno se dejaba llevar por interpretaciones superficiales de su compleja conducta, pero nada de lo que hicieran podía ser otra cosa que el producto del instinto y no, por supuesto, de auténticos procesos mentales. Atribuir mente a los animales era simplemente absurdo. El enfoque científico para el estudio de su conducta prolongó mucho más allá de su supervivencia en los humanos el esquema estímulo-respuesta propio del conductismo inicial. Los animales eran vistos como cajas negras en las que la entrada de un estímulo producía una determinada respuesta, y era la correlación entre una y otra lo único que interesaba a la ciencia.

Todo esto cambió en las últimas décadas del siglo XX, cuando diversas disciplinas biológicas se interesaron por el estudio de la cognición en animales. Y como siempre que en la ciencia se abre un nuevo ámbito lleno de potencialidades (y de disputas aseguradas), la filosofía ha metido ahí, desde el primer momento, su cazo. Al fin y al cabo, la filosofía ha sido a lo largo de su existencia, y lo es más

explícitamente hoy, una tarea de reflexión sobre los problemas que preocupan a los seres humanos en cada situación histórica. Y no cabe duda de que entre estos asuntos que interesan de forma principal en la actualidad están los que provienen del desarrollo de la ciencia y de la tecnología, y muy en particular los que conciernen al origen y funcionamiento de nuestra mente.

Aquellos filósofos que, además de centrar su atención sobre estos problemas ligados al desarrollo de la ciencia, consideran que, desde un punto de vista metodológico, la filosofía no es radicalmente diferente de la ciencia; los que piensan que en ella también deben formularse hipótesis que, aunque no sean susceptibles de contrastación experimental directa, sean criticables o reforzables mediante consideraciones empíricas, han promovido lo que suele denominarse el «giro naturalista» en filosofía. Por el momento, este giro ha afectado a la epistemología más que a ninguna otra rama de la filosofía. No es extraño, porque justamente es la parte de la filosofía que se ocupa de la naturaleza, límites y validez del conocimiento. A este enfoque en epistemología se le conoce como «epistemología naturalizada». Y dentro de él, la orientación que se ha basado en los avances de la biología evolucionista y de otras disciplinas afines acerca de la evolución de las capacidades cognitivas en los seres vivos es designada como «epistemología evolucionista» **[133]** .

Suelen distinguirse dos proyectos muy distintos, e independientes en su justificación y validez, dentro de la epistemología evolucionista. El primero toma la teoría de la evolución como una mera *analogía* con la que ofrecer un modelo de cómo podría producirse el cambio de teorías en la ciencia y, en general, el cambio de ideas en nuestra mente. Desde este enfoque, al que se ha denominado «programa de la evolución de las teorías» o, en siglas, EET (cf. Bradie 1986), el cambio de teorías puede ser contemplado como un proceso de variación, selección y retención hereditaria similar en muchos puntos al cambio evolutivo en los seres vivos. Como ya explicamos en su momento (capítulo 3.2), los seres vivos no son las únicas entidades que están sometidas a un proceso semejante. Según la EET, las teorías científicas serían otro tipo de entidades cuya evolución obedece a ese mismo patrón darwiniano. Si se considera que en su caso la aplicación de la teoría

evolucionista es analógica y no literal es porque la variación, la selección y la herencia presentan características muy diferentes a las que encontramos en los seres vivos.

El segundo enfoque, denominado «programa de la evolución de los mecanismos cognitivos» o EEM, es más propiamente naturalista que el anterior y lo que pretende es comprender desde la aplicación literal de la teoría de la evolución las características de los mecanismos y capacidades cognitivas de los animales y del ser humano[134]. En este sentido, la EEM parte del mismo convencimiento que la psicología evolucionista de que nuestras capacidades cognitivas son un rasgo fenotípico cuya complejidad y funcionalidad exigen el mismo tipo de explicación adaptacionista que otros rasgos fenotípicos complejos y funcionales. Pero la EEM trata de obtener algunas consecuencias filosóficas de este presupuesto. Si nuestras capacidades cognitivas han evolucionado como resultado de la acción de la selección natural sobre ellas, es porque su posesión y despliegue han incrementado la eficacia biológica de ciertos individuos mejor dotados al respecto. Esto significa que la determinación de sus funciones específicas no puede dejar de lado el hecho de que son una adaptación al medio.

Sin embargo, un recuento completo de las alternativas posibles muestra que deberían distinguirse al menos tres proyectos diferenciados en la epistemología evolucionista. La clasificación, en efecto, debería incluir, por un lado, el uso que se haga de la teoría de la evolución (literal o analógico), y, por otro lado, el tipo de *explanandum* que se considera como objetivo del proyecto (las capacidades cognitivas o los productos de dichas capacidades, entre los cuales se encuentran las teorías científicas, pero también todo tipo de creencias, ideas, valores, etc.). Si realizamos esta división, habría entonces que introducir un enfoque más dentro de la epistemología evolucionista al que podríamos designar como «Epistemología Evolucionista de los Contenidos (mentales o culturales)», en siglas EEC. El resultado sería como muestra la siguiente tabla:

	uso literal	uso analógico
capacidades cognitivas	EEM psicología evolucionista	
ideas, teorías, valores productos culturales	EEC Niestscche, Lorenz sociobiología	EET Popper, Toulmin, Hull, memética

Tabla 11.1.

En el cuadro puede observarse una casilla que está vacía y que correspondería al intento de explicar las capacidades cognitivas haciendo un uso analógico de la teoría de la evolución. Ese camino simplemente no parece tener mucho sentido; sería tanto como sostener que ha habido una lucha darwiniana entre distintas capacidades cognitivas (sentidos, razón, memoria etc.) para conseguir establecerse en la mente de los organismos vivos. Que se sepa, nadie ha defendido seriamente que la vista, pongamos por caso, competiría por su mantenimiento en los seres vivos con el oído o con el olfato o con la capacidad de efectuar razonamientos.

En el lugar correspondiente al uso literal de la teoría de la evolución para explicar la existencia de ciertas capacidades cognitivas se sitúan la Epistemología Evolucionista de los Mecanismos cognitivos (EEM) y la psicología evolucionista. Ambas disciplinas mantienen ciertos parecidos y, en especial, los contenidos de la segunda suelen ser utilizados en la primera. No obstante, hay también una diferencia importante entre ellas —aparte, claro está, del carácter empírico de la psicología evolucionista—. Esta última, aunque ha puesto hasta el momento un gran énfasis en problemas de tipo cognitivo, al menos en principio está dedicada a encontrar explicaciones del funcionamiento de la mente en todos sus aspectos —cognitivos, emocionales, conductuales, sociales, etc.— a través de la postulación de ciertos mecanismos psicológicos adaptativos. La epistemología evolucionista, en cambio, como rama de la epistemología, se centra sólo en los aspectos cognitivos de la mente —percepción, razonamiento, memoria, categorización, etc.—, y no

se compromete con la postulación de ningún mecanismo psicológico particular. La relación de la psicología evolucionista con la epistemología evolucionista es, pues, para un naturalista moderado, la misma que la de la psicología con respecto a la epistemología. Se trata de una ciencia empírica que cubre aspectos fundamentales de la cognición y que, por tanto, la epistemología debe aprovechar para basar en ella sus propuestas cuando sea oportuno.

En la casilla que representa el uso analógico de la teoría de la evolución tenemos a la Epistemología Evolucionista de las Teorías (EET), dentro de la que se sitúan los modelos de cambio científico elaborados por Karl Popper, Donald Campbell, David Hull y, de forma más heterodoxa, por Stephen Toulmin. Pero con igual derecho puede incluirse aquí la teoría de los memes, propuesta por Richard Dawkins y desarrollada por Daniel Dennett (1995), Susan Blackmore (1999) y Richard Brodie (2009), entre otros. Esta teoría pretende ofrecer una explicación evolucionista del cambio cultural, si bien ha resultado muy polémica y no hay acuerdo acerca de su validez empírica ni de su fecundidad explicativa. Según la teoría de los memes, al igual que los genes son las unidades de la herencia biológica, existirían piezas de información que funcionarían como las unidades básicas de la herencia cultural. Es a dichas unidades a las que se designan como «memes». El término fue introducido por Dawkins, precisamente para subrayar la analogía con los genes. Los memes son muy diversos. Pueden ser ideas, conceptos, teorías, habilidades, frases hechas, melodías, y, en general, contenidos mentales o prácticas culturales que compiten entre sí y se reproducen generando copias de sí mismos en las mentes de las personas, con diferente éxito cada uno de ellos en el desempeño de esa tarea. Son, por ello mismo, replicadores, al igual que los genes. También aquí se daría un éxito reproductivo diferencial en función de ciertas características intrínsecas poseídas en grado variable (simplicidad, facilidad para ser aprendidos, humor, beneficio proporcionado al individuo, éxito práctico, etc.). Si la evolución biológica es un cambio en la frecuencia de los genes de una población, la evolución cultural sería un cambio en la frecuencia de los memes de una población. Puesto que son replicadores mentales, la aptitud o eficacia (*fitness*) de un meme es independiente de la eficacia biológica del individuo que lo «posea». Un meme puede ser

muy eficaz haciendo copias de sí mismo en la mente de otras personas mientras que al mismo tiempo no aumenta (o incluso disminuye) la eficacia biológica de los individuos que lo portan. Para ilustrarlo con un ejemplo contundente, la receta de un pastel de chocolate es un meme, y éste florecerá si consigue que muchos pasteleros hagan copia de ella, aunque el pastel termine envenenándolos a todos (cfr. Dennett 2006, p. 350).

Pero de la clasificación que hemos hecho se infiere que hay lugar para una posibilidad adicional que no se identifica con las dos anteriores, si bien hasta el momento ha solido ser confundida con alguna de ellas. En esta tercera alternativa, se trata de hacer un uso literal de la teoría de la evolución por selección natural para explicar la persistencia y el fuerte arraigo de ciertas creencias, ideas, deseos, valores, costumbres, y, en suma, de ciertos contenidos mentales y culturales. Para ello, se apela a la función adaptativa que esos contenidos mentales y culturales pudieron haber tenido en el pasado (en los individuos o en los grupos) y que quizás todavía conserven. Si han perdurado a pesar de grandes cambios culturales, a veces a pesar incluso de que existiera una fuerte desaprobación social hacia ellos, es —según suponen los partidarios de esta tesis— porque han resultado beneficiosos para la resolución de problemas adaptativos. He designado a este tercer proyecto como «Epistemología Evolucionista de los Contenidos» (EEC). La diferencia fundamental con la EEM es que, por utilizar la expresión que emplea Castrodeza (1999, p. 33), en este caso la selección natural no sólo se considera responsable de la configuración de nuestro *hardware*, sino (también) de la de nuestro *software*.

Este enfoque es claramente detectable en las tesis epistemológicas de Nietzsche. Nietzsche pensaba que nuestras convicciones fundamentales acerca del mundo tienen un origen evolutivo. Las convicciones metafísicas fundamentales, que forman parte del sentido común, la existencia de cuerpos que perduran en el tiempo, la igualdad entre algunos de estos cuerpos materiales, la no coincidencia exacta entre lo que percibimos y lo que las cosas son, el libre albedrío, etc. son, según su opinión, creencias falsas pero que, pese a ello, o quizás mejor decir, precisamente por ello, han permitido que estemos aquí como especie biológica. Nos han permitido estructurar el caos de nuestras sensaciones dotándolo de

un orden ficticio pero adecuado para el manejo y el control de los procesos naturales. Sin la construcción de objetos permanentes e iguales, sin la fijación y estructuración de lo móvil y puramente fluyente, no habríamos podido sobrevivir como especie. Por lo tanto, la evolución nos ha preparado para aceptar tales convicciones como verdaderas. Necesitamos creer en un mundo estable y estructurado.

También está presente este enfoque en los intentos de la sociobiología por explicar ciertas creencias, como la xenofobia, o ciertas costumbres, como el rechazo de la promiscuidad femenina, a partir del valor adaptativo de las mismas para sus poseedores. Y podemos encontrar ejemplos muy populares que encierran la misma idea. Supuestamente, la creencia en que Dios premia a quien tiene muchos hijos favorece la eficacia biológica del que la posee, mientras que la creencia en que una vida célibe es la más feliz o la más digna de ser vivida la perjudica. Si esto es así, bajo ciertas condiciones, es de esperar que la primera creencia esté mucho más difundida que la segunda.

Obviamente, de ser correcto todo esto, tendría enormes repercusiones filosóficas (cf. Steward-Williams 2005). Una objeción inmediata que se puede hacer es que no hay base científica alguna para sustentar que el contenido de nuestras creencias venga codificado genéticamente, o, en otros términos, que la selección natural pueda actuar sobre individuos con unas creencias determinadas en lugar de con otras distintas, toda vez que el contenido de esas creencias no se transmite mediante herencia genética, sino mediante herencia cultural. Un caso recientemente propuesto de una creencia genéticamente fundada, el del «gen de Dios» (cf. Hamer 2004), no ha sido aceptado por la comunidad científica debido a graves deficiencias metodológicas [135] .

Pero ¿por qué no postular una selección no-genética; una selección en la que la herencia no se produjera mediante la intervención de los genes? Lo importante para que se dé evolución por selección natural es que ciertos rasgos presenten variabilidad, que alguna de las modalidades dentro de esa variabilidad conduzca a una eficacia biológica diferencial, es decir, que unos organismos tengan más éxito reproductivo que otros por poseer una cierta modalidad de esos rasgos, y que tales rasgos se transmitan a la

descendencia. El que en esto último intervengan los genes o no sería una cuestión secundaria. Tratándose de la herencia o transmisión de contenidos mentales, el procedimiento fundamental de actuación de esta selección no-genética no puede ser otro que el aprendizaje social. La EEC se vería entonces obligada a afirmar que ciertos contenidos mentales deben su existencia, difusión y permanencia a su valor adaptativo, a su capacidad para aumentar la eficacia biológica de los individuos que los tienen, pero teniendo en cuenta que tales contenidos mentales se transmiten culturalmente. Ahora bien, en tal caso, esta posición queda expuesta a nuevas críticas.

Por un lado, cabe aducir que lo que importa para el mantenimiento de una creencia no es su éxito en favorecer la reproducción, sino su éxito en transmitirse de un individuo a otro, y ambas cosas no tienen por qué coincidir. Ya hemos mencionado algún ejemplo de esto en relación con los memes. Siendo así, la EET sería el proyecto más coherente a seguir.

Por otro lado, si se quisiera salvar la tesis de que aunque las ideas no se transmiten genéticamente, sino culturalmente, pese a todo, el éxito de ciertas ideas se debe a que aumentan la eficacia biológica de los individuos o grupos que las poseen, habría que explicar por qué los individuos más eficaces debido a poseer dichas ideas tienen también éxito a la hora de transmitirlas culturalmente. Dicho de otro modo, por qué los individuos que han sido buenos reproduciéndose gracias a tener ciertos contenidos mentales han sido también buenos a la hora de transmitirlos mediante aprendizaje social. Posiblemente la mejor forma de hacerlo sería acudiendo a la socorrida distinción entre «selección de» y «selección por» (cf. Sober 1984/1993, pp. 97-102). Diríamos entonces que, si bien podría haber habido selección natural de individuos con tendencia a tener determinados contenidos mentales, la selección se habría producido por la disposición para aprenderlos. Así, los contenidos mentales habrían pasado fácilmente a la siguiente generación de forma no-genética porque la disposición para aprenderlos ha pasado a la siguiente generación de forma genética. La herencia no-genética de los contenidos habría sido posible gracias a la herencia genética de la disposición para aprenderlos. De otra forma nada habría garantizado el paso de esos contenidos a las siguientes generaciones. Ahora bien, esto es tanto como decir que lo

relevante desde el punto de vista de la selección natural no habrían sido los contenidos mentales en sí mismos, sino la capacidad para aprenderlos fácilmente de las generaciones anteriores. Lo cual convertiría a la EEC en una simple modalidad de la EEM.

Karen Neander (2007) ha defendido un planteamiento similar a éste. No se trata tanto de que determinados contenidos mentales hayan sido seleccionados directamente, sino de que cierta disposición a formar algunos tipos de conceptos en lugar de otros ha podido surgir mediante selección natural. Es muy dudoso que el concepto de «gato» haya surgido por selección natural, y lo mismo puede decirse del concepto de cualquier otra especie, por familiarizados que estemos los humanos con ella; sin embargo, la disposición a dividir los seres vivos en especies, o, yendo más lejos, la disposición a encontrar géneros naturales, podría haber sido un rasgo adaptativo y genéticamente codificado (a través de ciertos patrones neuronales, por ejemplo). En tal caso dispondríamos de ciertas estructuras cognitivas innatas.

Algunos estudios en psicología de la cognición parecen ir en esta dirección. Apoyan en principio el carácter innato de ciertas expectativas sobre el mundo que se desplegarían de forma espontánea ante estímulos adecuados y que no sólo serían transculturales sino que podrían localizarse también en algunos animales. Expectativas pertenecientes, por ejemplo, a la llamada «física popular» (orden en procesos causales, movimiento de objetos), o a la biología popular (distinción entre seres vivos y artefactos, división de los seres vivos en especies) (cf. Baillargeon 1987, Spelke 1994,1998, Spelke *et al.* 1994, Spelke *et al.* 1996 y Atran *et al.* 1997). Estas estructuras mentales generadoras de creencias, conformarían prejuicios básicos propensos a surgir ante determinados aspectos del mundo. Quizás incluso podrían considerarse como una especie de metafísica natural conformada por nuestra historia evolutiva (cf. Boyer 2000).

Herbert Spencer es el padre de una idea que luego asumirá Lorenz y, con él, algunos de los epistemólogos evolucionistas posteriores, como Donald Campbell, Gerhard Vollmer o Franz Wuketits. La idea en cuestión, que está en la base de esta interpretación del enfoque que comentamos, es que lo que es *a priori* para el individuo es *a posteriori* para la especie, o, en

palabras de Vollmer (2005, p. 204), las estructuras que son «*ontogenéticamente a priori*», son «*filogenéticamente a posteriori*». Se trataría con ello, en última instancia, de naturalizar a Kant. Kant tenía razón, según los defensores de esta idea, al pensar que es posible un conocimiento *a priori* acerca del mundo, pero se equivocaba al pensar que el sistema de categorías (o de estructuras mentales) que lo permitía era necesario y atemporal. Tal sistema, por el contrario, sería el producto de la evolución biológica y, por tanto, no tendría un carácter *a priori* para la especie humana como tal.

En resumen, la viabilidad del proyecto de la EEC depende mucho de qué se entienda como producto de la selección natural: si una creencia concreta, por muy extendida que esté, o unas ciertas estructuras cognitivas que encaucen y modulen la información que nos llega del mundo y que conduzcan a una expectativa general acerca de aspectos básicos del comportamiento. Lo primero ha sido fuertemente rechazado por los críticos. Lo segundo, en cambio, en la medida en que termina desembocando en la EEM, ha tenido una mayor aceptación. Nadie medianamente informado niega que haya estructuras cognitivas concretas que vengan codificadas genéticamente. Un ejemplo interesante es el descubrimiento de que la alteración en ratones del gen que codifica para la proteína SAP102/Dlg3, que forma parte de un complejo proteico responsable de la recepción de señales en las sinapsis neuronales, hace que éstos tengan problemas para aprender tareas espaciales, pero no tareas visuales. Ello indica que determinados genes pueden desempeñar un papel importante favoreciendo aspectos concretos de la cognición (cf. Pennisi 2006).

El segundo proyecto que hemos señalado dentro de la epistemología evolucionista, la EET, ha recibido también críticas, aunque probablemente menos apasionadas y numerosas que el anterior. Estas críticas suelen insistir en que no está clara la analogía entre los seres vivos evolucionando mediante selección natural y las teorías científicas cambiando en la estimación de los científicos a través del tiempo. La evolución de las teorías científicas no es un proceso darwinista. Paul Thagard (1988, cap. 6), uno de sus objetores más conocidos, encuentra disparidades entre la evolución orgánica y la evolución de las teorías científicas en los

tres aspectos centrales del proceso evolutivo: la producción de variaciones, la selección y la retención de lo seleccionado (cf. Vollmer 1987 y, para una réplica, Hull 1988, cap. 12).

En la evolución de las especies la variación en los genotipos es ciega. Las variaciones no se producen porque el organismo las necesite, sino mediante mecanismos fisicoquímicos —mutaciones, recombinaciones, etc.— cuyos resultados son completamente independientes de estas necesidades; en cambio, en la evolución de la ciencia, la producción de variantes está dirigida intencionalmente. Los científicos buscan nuevas ideas con el fin explícito de resolver problemas concretos; no las proponen al azar. Además buscan ideas que puedan pasar los criterios establecidos de selección, lo que significa que variación y selección están acopladas en la ciencia. Y, por último, la tasa de variación en las teorías depende en buena medida del grado de amenaza existente para las teorías vigentes, cosa que, con la excepción de algunas bacterias, no ocurre con la variación genética en el caso de las especies vivas. En la evolución biológica la selección es el resultado de tasas diferenciales de supervivencia y reproducción, sin que quepa señalar un criterio general de selección, sino en todo caso criterios locales; en la evolución de las teorías la selección es realizada por individuos pertenecientes a una comunidad con criterios generales de selección y con fines definidos. Esto hace que podamos hablar de progreso en la evolución de las teorías científicas, pero no en la evolución de las especies. Finalmente, en la evolución de las especies la transmisión se produce mediante herencia genética; pero en la evolución de la ciencia las teorías se transmiten mediante «publicación y pedagogía», lo que hace que sea mucho más rápida que la transmisión de variaciones genotípicas [136].

Por su parte, la teoría de los memes ha recibido también numerosas objeciones. No está nada claro cómo pueden individuarse los memes, ni por qué debería pensarse que en la transmisión cultural es necesario distinguir unidades discretas, al modo de los genes. Se diría que la herencia cultural es mucho más mezclada y las ideas se interpenetran y fusionan de un modo que los genes no pueden hacer. La disimilitud con los genes se extiende incluso a la noción central de replicación. Los genes son replicadores porque pueden hacer copias fieles de sí mismos. En

cambio, las ideas parecen extenderse más bien induciendo la formación de ideas parecidas y/o modificadas en cierto grado, y a veces fundiéndose con otras. Tampoco despierta muchas simpatías la pretensión de la memética de ser capaz de aportar innovaciones sustanciales a lo que ya sabemos acerca de la evolución cultural (cf. Lewens 2007b).

Nos queda entonces que el menos problemático de los tres proyectos señalados es el primero, la EEM. La epistemología evolucionista, entendida de este modo, considera que la biología evolucionista (en conjunción, cuando sea oportuno, con otras ciencias, como la psicología, la neurofisiología, la lingüística, la antropología, etc.) permite alcanzar consecuencias sobre el origen y función de nuestras capacidades cognitivas que son sumamente relevantes para la filosofía. «El supuesto básico de la epistemología evolucionista —escribe Franz Wuketits (1990, p. ix)— es que los humanos, como otros seres vivos, son el resultado de procesos evolutivos y que, en consecuencia, sus capacidades mentales están constreñidas por los mecanismos de la evolución biológica».

A lo largo de la segunda mitad del siglo XIX y todo el siglo XX ha habido numerosos científicos y filósofos que han defendido de un modo u otro la importancia de la biología para la teoría del conocimiento, por la razón de que nuestras capacidades cognitivas tienen una base biológica y evolutiva. Entre ellos pueden citarse como pioneros, aparte del propio Darwin, los nombres de Herbert Spencer, Thomas Huxley, George John Romanes, George Simmel, Ernst Haeckel, Friedrich Nietzsche, Ernst Mach, Henri Poincaré, Williams James y Konrad Lorenz.

Dentro de la EEM, y pese a ser un enfoque filosófico, surgen problemas que están más del lado de la investigación empírica y, por tanto, de las ciencias correspondientes, mientras que otros problemas están más del lado de la filosofía entendida al modo tradicional. Entre los problemas del primer tipo está la reconstrucción, a partir de la evidencia paleontológica disponible, de la historia evolutiva de las capacidades cognitivas en diferentes especies animales y la determinación de los desafíos ambientales o de las constricciones han condicionado esa historia evolutiva. En tal reconstrucción es importante averiguar, por ejemplo, qué papel jugaron los factores puramente biológicos (aumento del tamaño del

cerebro, cambios en la estructura neuronal) y qué papel los factores culturales (uso del lenguaje, uso de herramientas). Asimismo, es una cuestión en disputa en qué medida los factores ambientales que condicionaron esa evolución fueron factores de tipo natural (búsqueda de alimento, éxito frente a los depredadores, etc.) o factores de tipo social (estructura grupal compleja, jerarquía dentro del grupo, detección del gorrón, etc.), u otros.

En cuanto a las cuestiones propiamente filosóficas, una de ellas, particularmente interesante y debatida, es si desde la suposición del carácter adaptativo de nuestras capacidades cognitivas es posible inferir la Habilidad general del conocimiento obtenido con ellas: ¿puede en tal caso sustentarse el realismo epistemológico en bases evolucionistas? Otra puede ser en qué medida la concepción representacionalista de la mente encaja o no con lo que sabemos acerca de las capacidades cognitivas en animales. Otra puede ser la de si tiene sentido postular una estructura general para la mente, producto de la evolución y compartida por cualquier ser cognitivo. Pero estas cuestiones se salen ya fuera del ámbito de lo abarcable en este libro.

Bibliografía

ALCOCK, J. 2001: *The Triumph of Sociobiology*, Oxford: Oxford University Press.

ALLEN, C. 1999: «Teleological Notions in Biology», *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, Edward N. Zalta (ed.).

ALLEN, C, M. BEKOFF y G. LAUDER 1998: *Nature's Purposes. Analyses of Function and Design in Biology*, Cambridge, MA: The MIT Press.

ÁLVAREZ, J. R. 2009: «De aquel Darwin tan singular al darwinismo universal: La problemática naturalización de las ciencias de la cultura», *Ludus Vitalis*, vol. XVII, n.º 32: 307-326.

ANDRADE, E. 2003: *Los demonios de Darwin: Semiótica y termodinámica de la evolución biológica*, Bogotá: Unibiblos.

ANET, F. A., 2004: «The Place of Metabolism in the Origin of Life», *Current Opinion in Chemical Biology*, 8: 654-659.

AMUNDSON, R. y G. V. LAUDER 1994: «Function Without Purpose: The Uses of Causal Role Function in Evolutionary Biology», *Biology and Philosophy*, 9: 443-469. (Reimpreso en D. L. Hull y M. Ruse [eds.] 1998: 227-257).

ARIEW, A., R. CUMMINS y M. PERLMAN (eds.) 2002: *Functions: New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology*, Oxford: Oxford University Press.

ARSUAGA, J. L. 2000: *El collar del neandertal. En busca de los primeros pensadores*, Barcelona: Nuevas Ediciones de Bolsillo.

ARTHUR, W. 1997: *The Origin of Animal Body Plans. A Study in Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge: Cambridge University Press.

ATRAN, S., P. ESTIN, J. COLEY y D. MEDIN 1997: «Generic Species and Basic Levels: Essence and Appearance in Folk Biology», *Journal of Ethnobiology*, 17: 22-45.

AYALA, F. J. 1966: «Evolution of Fitness. I. Improvement in the Productivity and Size of Irradiate Populations of *Drosophila serrata* and *Drosophila birchii*», *Genetics,* 53: 833-895.

—1970: «Teleological Explanations in Evolutionary Biology», *Philosophy of Science,* 37:1-15.

—1982: «Beyond Darwinism? The Challenge of Macroevolution to the Synthetic Theory of Evolution», *PSA 1982*, vol. 2: 275-291.

—1983: «El concepto de progreso biológico», en F. J. Ayala y T. Dobzhansky (eds.), *Estudios sobre filosofía de la biología*, Barcelona: Ariel, pp. 431-451.

—1994: *La teoría de la evolución. De Darwin a los últimos avances en genética*, Madrid-Ediciones Temas de Hoy.

—1995: «Teleología y adaptación en la evolución biológica», *Estudios filosóficos* 125: 7-33.

—1998: «Teleological Explanations versus Teleology», *Hist. Phil. Life Sci.* 20:41-50.

—2006: *La evolución de un evolucionista. Escritos seleccionados*, Valencia: Universitat de València.

—2007: *Darwin y el Diseño Inteligente*, Madrid: Alianza.

AYALA, F. J. y R. ARP (eds.) 2010: *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, Oxford: Blackwell.

AYALA, F. J. y C. J. CELA CONDE 2006: *La piedra que se volvió palabra. Las claves evolutivas de la humanidad*, Madrid: Alianza.

AYALA, F. J. y T. DOBZHANSKY (eds.) 1983: *Estudios sobre filosofía de la biología*, Barcelona: Ariel.

BADCOCK, Ch. 2000: *Evolutionary Psychology. A Critical Introduction,* Cambridge: Polity Press.

BAILLARGEON, R. 1987: «Young Infants' Reasoning about the Physical and Spatial Characteristics of a Hidden Object», *Cognitive Development*, 2: 179-200.

BARAHONA, A. y F. J. AYALA 2009: *El siglo de los genes. Patrones de la explicación en genética*, Madrid: Alianza.

BARBEROUSSE, A., M. MORANGE y T. PRADEU (eds.) 2009: *Mapping the Future of Biology. Evolving Concepts and Theories*, Springer.

BARKOW, J. H., L. COSMIDES y J. TOOBY (eds.) 1992: *The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and the Generation of Culture*, New York: Oxford University Press.

BARROW, J. D. y F. J. TIPLER: *The Anthropic Cosmological Principle*, Oxford: Oxford University Press, 1996.

BARTLEY, III, W. W. 1987: «Philosophy of Biology versus Philosophy of Physics», en G. Radnitzky y W. W. Bartley III (eds.), *Evolutionary Epistemology, Rationality, and the Sociology of Knowledge*, LaSalle, Illinois: Open Court, pp. 7-45.

BEATTY, J. 1984: «Chance and Natural Selection», *Philosophy of Science*, 51: 183-211.

—1992: «Fitness», en E. F. Keller y E. A. Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Cambridge, MA: Harvard University Press: 115-119.

—1995: «The Evolutionary Contingency Thesis», en G. Wolters y J. Lennox (eds.), *Concepts, Theories, and Rationality in the Biological Sciences*, Pittsburgh: University of Pittsburgh Press: 83-97.

—1997: «Why Do Biologist Argue Like They Do?», *Philosophy of Science*, 64 (proceedings): 432-443.

BECHTEL, W. 1986: «Teleological Functional Analyses and the Hierarchical Organization of Nature», en N. Rescher (ed.) 1986: 26-48.

—2006: *Discovering Cell Mechanism*, Cambridge: Cambridge University Press.

BECKERMANN, A., H. FLOHR y J. KIM (eds.) 1992: *Emergence or Reduction? Essays on the Prospects of Nonreductive Physicalism*, New York: Walter de Gruyter.

BEDAU, M. A., 1998: «Four Puzzles about Life», *Artificial Life*, 4: 125-140.

BEDAU, M. A. y C. E. CLELAND (eds.) 2010: *The Nature of Life: Classical and Contemporary Perspectives from Philosophy and Science*, Cambridge: Cambridge University Press.

BEER, C. G. 1996: «Trial and Error in the Evolution of Cognition», *Behavioural Processes*, 35: 215-224.

BEHE, M. 1999: *La caja negra de Darwin. El reto de la bioquímica*

a la evolución, Barcelona: Andrés Bello.

BENNER, S. A., A. RICARDO y M. A. CARRIGAN 2010: «Is There a Common Chemical Model for Life in the Universe», en M. Bedau y C. Cleland (eds.) 2010: 164-185.

BETHELL T. 1989: «Darwin's Mistake», en M. Ruse (ed.) *Philosophy of Biology*, Englewood Cliffs, N. J.: Prentice Hall: 85-92. (Publicado originalmente en 1976 en *Magazine Harper's*).

BEURTON, P., R. FALK y H.-J. RHEINBERGER (eds.) 2000: *The Concept of the Gene in Development and Evolution: Historical and Epistemological Perspectives*, Cambridge: Cambridge University Press.

BIGELOW, J. y R. PARGETTER, 1987: «Functions», *The Journal of Philosophy*, 84: 181-196. (Reimpreso en C. Allen, M. Bekoff y G. Lauder [eds.] 1998).

BIRD, A. 1998: *Philosophy of Science*, London: UCL Press.

BLACKMORE, S. 1999: *The Meme Machine*, New York: Oxford University Press.

BLOCK, N. y P. KITCHER 2010: «Misunderstanding Darwin», *Boston Review*, marzo-abril.

BOAG, P. T. y P. R. GRANT 1981: «Intense Natural Selection in a Population of Darwin's Finches (Geospizinae) in the Galápagos», *Science*, New Series, vol. 214, n.º 4516 (Oct. 2), pp. 82-85.

BOCK, W. J. 2000: «Towards a New Metaphysics: The Need for an Enlarged Philosophy of Science», *Biology and Philosophy*, 15: 603-621.

BOCK, W. J. y G. VON WAHLERT, 1965: «Adaptation and the Form-Function Complex», *Evolution*, 19: 269-299. (Reimpreso en C. Allen, M. Bekoff y G. Lauder [eds.] 1998: 117-167).

BODEN, M. (ed.) 1996: *The Philosophy of Artificial Life*, Oxford: Oxford University Press.

—1999: «Is Metabolism Necessary?», *British Journal for the Philosophy of Science*, 50: 231-248.

—2010: «Alien Life: How Would we Know?», en M. Bedau y C. Cleland (eds.) 2010: 249-259.

BOLHUIS, J., G. R: RICHARDSON y K. N. LALAND 2011: «Darwin in Mind: New Opportunities for Evolutionary Psychology», *PLoS Biology*, vol. 9, n.º 7.

BOWLER, R J. 1992: *The Eclipse of Darwinism*, Baltimore: John Hopkins.

—2003: *Evolution. The History of an Idea*, Berkeley: University of California Press.

BOYER, P. 2000: «Natural Epistemology or Evolved Metaphysics? Developmental Evidence for Early-developed, Intuitive, Category-specific, Incomplete, and Stubborn Metaphysical Presumptions», *Philosophical Psychology*, 13 (3): 277-297.

BOYD, R. 1999: «Homeostasis, Species, and Higher Taxa», en R. A. Wilson (ed.) 1999: 141-185.

BOYD, R., P. GASPER y J. D. TROUT (eds.) 1992: *The Philosophy of Science*, Cambridge, MA: The MIT Press.

BOYD, R. y P. J. RICHERSON 2005: *The Origin and Evolution of Cultures*, Oxford: Oxford University Press.

BOYD, R. y J. B. SILK 2001: *Cómo evolucionaron los humanos*, Barcelona: Ariel.

BRADIE, M. 1986: «Assessing Evolutionary Epistemology, —*Biology and Philosophy*, 1, pp. 401-459. (Traducción parcial al español —: La evaluación de la epistemología evolucionista», en S. F. Martínez y L. Olivé [eds.] *Epistemología evolucionista*, Barcelona: Paidós: 243-284).

—1990: «Should Epistemologist Take Darwin Seriously?», en N. Rescher (ed.) *Evolution, Cognition, and Realism*, Lanham: University Press of America: 33-38.

—1994: «Epistemology from an Evolutionary Point of View», en E. Sober (ed.) 1994: 453-475.

BRADIE, M. & W. HARMS, 2008: «Evolutionary Epistemology», *Stanford Encyclopaedia of Philosophy*, E. N. Zalta (ed.),

BRANDON, R. N. 1978: «Adaptation and Evolutionary Theory», *Studies in History and Philosophy of Science*, 9: 181-206. (Reimpreso en Brandon 1996: 3-29).

—1981: «Biological Teleology: Questions and Explanations», *Studies in History and Philosophy of Science*, 12: 91-105. (Reimpreso en Brandon 1996: 30-45).

—1982: «The Levels of Selection», *PSA 1982*, vol. 1:315-323. (Reimpreso en Brandon 1996: 58-64).
—1988: «The Levels of Selection: A Hierarchy of Interactors», en H. Plotkin (ed.), *The Role of Behavior in Evolution*, Cambridge, MA: MIT Press: 51-71. (Reimpreso en Brandon 1996: 124-143, y en D. L. Hull y M. Ruse [eds.] 1998: 176-197).
—1990: *Adaptation and Environment*, Princeton, NJ: Princeton University Press.
—1994: «Theory and Experiment in Evolutionary Biology», *Synthese*, 99: 59-73. (Reimpreso en Brandon 1996: 147-160).
—1996: *Concepts and Methods in Evolutionary Biology*, New York: Cambridge University Press.
—1997: «Does Biology Have Laws? The Experimental Evidence», *Philosophy of Science*, 64 (proceedings): 444-457.
BRANDON, R. N. y R. M. BURIAN (eds.) 1984: *Genes, Organisms, Populations: Controversies over the Units of Selection*, Cambridge, MA: The MIT Press.
BRANDON, R. N. y S. CARSON 1996: «The Indeterministic Character of Evolutionary Theory: No "No Hidden Variables Proof" But No Room for Determinism either», *Philosophy of Science*, 63: 315-337.
BRIGANDT, I. 2003: «Species Pluralism Does Not Imply Species Eliminativism», *Philosophy of Science*, 70: 1305-1316.
BRODIE, R. 2009: *Virus of the Mind*, London: Hay House.
BROGAARD, B. 2004: «Species as individuals», *Biology and Philosophy*, 19: 223-242.
BRUNNANDER, B. 2007: «What is Natural Selection», *Biology and Philosophy*, 22: 231-246.
BULLER, D. J. 1998: «Etiological Theories of Function: A Geographical Survey», *Biology and Philosophy*, 13: 505-527.
—2005: *Adapting Minds. Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature*, Cambridge, MA: The MIT Press.
BUNGE, M. 1980: *Epistemología*, Barcelona: Ariel.
BURIAN, R. M. 1987: «Realist Methodology in Contemporary Genetics», en N. J. Neressian (ed.), *The Process of Science*,

Dordrecht: Kluwer: 195-210.
—2002: «“Historical Realism”, “Contextual Objectivity” and Changing Concepts of the Gene», en L. Hahn y R. Auxier (eds.), *The Philosophy of Marjorie Grene*, Peru, IL: Open Court Library of Living Philosophers, 2002: 339-360.
—2005: *The Epistemology of Development, Evolution, and Genetics: Selected Essays*, Cambridge: Cambridge University Press.
BUSKES, CH. 2009: *La herencia de Darwin*, Barcelona: Herder.
BUSS, D. 2003: *The Evolution of Desire: Strategies of Human Mating*, New York: Basic Books.
BUSS, L. 1987: *The Evolution of Individuality*, Princeton University Press.
BYERLY, H. C. y R. E. MICHOD 1991: «Fitness and Evolutionary Explanation», *Biology and Philosophy*, 6: 1-22.
BYRON, J. M. 2007: «Whence Philosophy of Biology?», *British Journal for the Philosophy of Science*, 58: 409-422.
CADEVALL, M. 1993: «La interpretación realista de la biología», en E. Bustos, J. Echeverría, E. Pérez Sedeño y M. I. Sánchez Balmaceda (eds.) *Actas del I Congreso de la Sociedad de Lógica, Metodología y Filosofía de la Ciencia en España*, Madrid: UNED: 293-295.
—2005: «La genética del desarrollo: ¿Derribo o ampliación del darwinismo?», en A. Estany (ed.), *Filosofía de las ciencias naturales, sociales y matemáticas*, Madrid: Trotta, pp. 177-196.
CADEVALL, M. y M. SOLER 1988: *La estructura de la teoría de la evolución*, Bellaterra: Publicacions de la Universitat Autònoma de Barcelona.
CALLEBAUT, W. 1993: *Taking the Naturalistic Turn*, Chicago: The University of Chicago Press.
CALLEBAUT, W. y R. PINXTEN (eds.) 1987: *Evolutionary Epistemology. A Multiparadigm Program*, Dordrecht: Reidel.
CALVIN, W. H., 2002: *A Brain for all Season. Human Evolution and Abrupt Climate Change*, Chicago: The University of Chicago Press.
CAMPBELL, D. T. 1974: «Evolutionary Epistemology», en P. Schilpp

(ed.), *The Philosophy of Karl Popper. The Library of Living Philosophers*, vol. 14, LaSalle Ill.: Open Court, pp. 413-463.

CAPONI, G. 2007: «La filosofía de la biología y el futuro de la biología evolucionaría», *Ludus Vitalis*, vol. XV, n.º 28: 199-202.

—2011: *La segunda agenda darwiniana. Contribución preliminar a una historia del programa adaptacionista*, México: Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.

CARR, E. H. 1984: *¿Qué es la historia*?, Barcelona: Ariel.

CARROLL, S. B. 2006: *Endless Forms Most Beautiful. The New Science of Evo Devo and the Making of the Animal Kingdom*, London: Weidenfeld & Nicolson.

—2009: *The Making of the Fittest*, London: Quercus.

CARRUTHERS, P. y A. CHAMBERLAIN (eds.) 2000: *Evolution and the Human Mind*, Cambridge: Cambridge University Press.

CARTWRIGHT, N. 1983: *How the Laws of Physics Lie*, Oxford: Clarendon Press.

CASTRO, L., C. LÓPEZ-FANJUL y M. A. TORO 2003: *A la sombra de Darwin. Las aproximaciones evolucionistas al comportamiento humano*, Madrid: Siglo XXI.

CASTRODEZA, C. 1988a: *Ortodoxia dariviniana y progreso biológico*, Madrid: Alianza.

—1988b: *Teoría histórica de la selección natural*, Madrid: Alambra.

—1996: «The Ultimate Epistemologícal Consequences of the Darwinian Conception» en G. Munévar (ed.), *Spanish Studies in the Philosophy of Science*: Dordrecht: Kluwer, 153-178.

—1998: «Naturalismo biológico» en P. Martínez Freire (ed.), *Filosofía actual de la ciencia*, suplemento número 3 de *Contrastes*, Málaga: Universidad de Málaga.

—1999: *Razón biológica. La base evolucionista del pensamiento*, Madrid: Minerva Ediciones.

CAVALLI-SFORZA, L. 2000: *Genes, pueblos y lenguas*, Barcelona: Crítica.

CAVALLI-SFORZA, L. & CAVALLI-SFORZA, F. 1999: *¿Quiénes somos? Historia de la diversidad humana*, Barcelona: Crítica.

CELA-CONDE, C. 1985: *De genes, dioses y tiranos: la determinación biológica de la moral*, Madrid: Alianza.
CELA-CONDE, C. y F. J. AYALA 2001: *Senderos de la evolución humana*, Madrid: Alianza.
CHARLESWORTH, B. y D. CHARLESWORTH 2003: *Evolution. A Very Short Introduction*, Oxford: Oxford University Press.
CHAUVIN, R. 2000: Darwinismo. *El fin de un mito*, Barcelona: Espasa.
CHURCHLAND, P. S. 1987: «Epistemology in the age of neuroscience», *Journal of Philosophy*, 84, pp. 544-553.
CLARAMONTE, V. 2009a: «La llama áurea de Darwin. Respuestas de la bioquímica al diseño inteligente», *Teorema*, 28 (2): 173-188.
—2009b: *La cientificidad del diseño inteligente*, Valencia: Tirant lo Blanch.
CLAVERIE, J. M. 2006: «Viruses Take Center Stage in Cellular Evolution», *Genome Biology*, 7: 110.
CLELAND, C. E. y C. F. CHYBA 2002: «Defining "Life"», *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, 32: 387-393.
CLENDINNEN, F. J. 1989: «Evolutionary Explanation and the Justification of Belief», en K. Hahlweg & C. A. Hooker (eds.), *Issues in Evolutionary Epistemology*, Albany: State of New York Press: 458-474.
COOPER, G. 1996: «Theoretical Modeling and Biological Laws», *Philosophy of Science*, 63: S28-S35.
COSMIDES, L., J. TOOBY y J. H. BARKOW 1992: «Introduction: Evolutionary Psychology and Conceptual Integration», en Barkow, Cosmides y Tooby (eds.) 1992: 3-15.
COYNE, J. A. 1996: «Speciation in action», *Science*, 272: 700-701.
CRANE, J. K. 2004: «On the Metaphysics of Species», *Philosophy of Science*, 71: 156-173.
CRAWFORD, CH. y D. KREBS (eds.) 1998: *Handbook of Evolutionary Psychology*, London: Lawrence Edbaum.
CREATH, R. y J. MAIENSCHEIN (eds.) 2000: *Biology and Epistemology*, Cambridge: Cambridge University Press.
CRONIN, H. 2011: «Psicología evolucionista», en I. Baggini y

J. Stangroom (eds.), *Lo que piensan los filósofos*, Barcelona: Paidós: 41-50.
CUMMINS, D. D. 2000: «How the Social Environment Shaped the Evolution of Mind», *Synthese*, 122, pp. 3-28.
CUMMINS, D. D. y C. ALLEN (eds.) 1998: *The Evolution of Mind*, Oxford: Oxford University Press.
CUMMINS, R. 1975: «Fucntional Analysis», *The Journal of Philosophy*, 72: 741-765. (Reimpreso en E. Sober [ed.] 1994 y en C. Allen, M. Bekoff y G. Lauder [eds.] 1998).
DAMUTH, J. y I. L. HEISLER 1988: «Alternative Formulations of Multilevel Selection», *Biology and Philosophy*, 3, 407-430.
DARWIN, Ch. 1872: *The Origin of Species by Means of Natural Selection*, London: John Murray, sexta edición. (Diversas ediciones en castellano).
—1959: *The Life and Letters of Charles Darwin* (Francis Darwin [ed.]), New York: Basic Books.
—1989: *El origen del hombre*, Madrid: Edaf.
—1997: *Autobiografía*, Madrid: Alianza.
DAVIES, P. 2000: *The Fifth Miracle*, New York: Simon & Schuster.
DAVIES, P. S. 2003: *Norms of Nature. Naturalism and the Nature of Functions*, Cambridge, MA: The MIT Press.
DAWKINS, R. 1993: *El relojero ciego*, Barcelona: RBA Editores.
—1998: «Universal Darwinism», en D. L. Hull y M. Ruse (eds.) 1998: 15-37.
—1999: *The Extended Phenotype*, Oxford: Oxford University Press.
—2006: *The Selfish Gene*, Oxford: Oxford University Press. (1.a ed. en inglés de 1976. Trad. esp.: *El gen egoísta*, Barcelona: Salvat, 1988).
—2006b: *The God Delusion*, Boston: Houghton Mifflin.
DE QUEIROZ, K. 1999: «The General Lineage Concept of Species and the Defining Properties of the Species Category», en R. A. Wilson (ed.) 1999b: 49-89.
DE RENZI, M. 2009a: «Conferencia de clausura. Cuestiones de forma: desde el pensamiento de Darwin hasta la actualidad», en P. Palmqvist y J. A. Pérez-Claros (coords.) *Comunicaciones de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*,

Málaga: Universidad de Málaga, pp. 26-50.
—2009b: «Evolución y registro fósil: Hacia una perspectiva más amplia», *Ludus vitalis*, vol. XVII, n.º 32, pp. 231-246.
DEACON, T. 1997: *The Symbolic Species. The Co-evolution of Language and the Human Brain*, London: Penguin Books.
DEMBSKI, W. A. 2006: *Diseño inteligente*, Madrid: Homo Legens.
DENNETT, D. 1995: *Darwin's Dangerous Idea*, London: Penguin Books.
—2004: *La evolución de la libertad*, Barcelona: Paidós.
—2006: *Breaking the Spell*, New York: Penguin Books.
DEPEW, D. J. y B. H. WEBER 1997: *Darwinism Evolving. System Dynamics and the Genealogy of Natural Selection*, Cambridge, MA: The MIT Press.
DEWEY, J. 1909: «La influencia del darwinismo en la filosofía», en J. Dewey, *La miseria de la epistemología. Ensayos de pragmatismo*, Madrid: Biblioteca Nueva, 2000, cap. I.
DIÉGUEZ, A. 1988: «Karl Popper: los aspectos fundamentales de su filosofía de las ciencias sociales», *Philosophica malacitana*, 1: 21-42.
—1993: «Acerca de los dos sentidos de la falsabilidad», *Diálogo filosófico*, 26: 177-187.
—2002: «Realismo y epistemología evolucionista de los mecanismos cognitivos», *Crítica*, vol. 34, n.º 102: 3-28.
—2003: «¿Qué es la epistemología evolucionista?», *Teleskop*, vol. 1, n.º 3, pp. 18-25.
—2004: «Popper como filósofo de la biología», en W. J. González (ed.), *Karl Popper: Revisión de su legado*, Madrid: Unión Editorial, pp. 413-450.
—2005a: «Realismo y antirrealismo en la filosofía de la biología», *Ludus Vitalis*, vol. XIII, n.º 23, 2005, pp. 49-71.
—2005b: «Representación, cognición y evolución», en P. Martínez Freire (ed.) *Cognición y representación*, suplemento número 10 de *Contrastes*, Málaga: Universidad de Málaga, 2005, pp. 15-38.
—2008: «¿Es la vida un género natural? Dificultades para lograr una definición del concepto de vida», *ArteFactos*, 1: 81-100.
—2011: *La evolución del conocimiento. De la mente animal a la*

mente humana, Madrid: Biblioteca Nueva.
DOBZHANSKY, T. 1935: «A Critique of the Species Concept in Biology», *Philosophy of Science*, vol. 2, n.º 3: 344-355.
—1937: *Genetics and the Origin of Species*, New York: Columbia University Press.
—1970: *Genetics of Evolutionary Process*, New York: Columbia University Press.
—1973: «Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution», *American Biol. Teacher*, 35: 125-129.
—1983: «El azar y la creatividad en la evolución», en F. J. Ayala y T. Dobzhansky (eds.) 1983: 392-430.
DOBZHANSKY, T. y D. SPASSKY, 1947: «Evolutionary Changes in Laboratory Cultures of D. pseudoobscura», *Evolution*, 1: 191-216.
DOBZHANSKY, T., F. J. AYALA, G. L. STEBBINS y J. W. VALENTINE, 1993: *Evolución*, Barcelona: Ediciones Omega.
DOOLITTLE, W. F. y C. SAPIENZA 1980: «Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution», *Nature*, 284: 601-603.
DOWNES, S. M. 2004: «Alternative Splicing, the Gene Concept, and Evolution», *History and Philosophy of the Life Sciences*, 26: 91-104.
—2010: «The Basic Components of the Human Mind Were Not Solidified During the Pleistocene Epoch», en F. J. Ayala y R. Arp (eds.) 2010: 243-252.
DUCHESNEAU, F. 1997: *Philosophie de la biologie*, Paris: PUF.
DUGATKIN, L. A. 2007: *Qué es el altruismo. La búsqueda científica del origen de la generosidad*, Buenos Aires: Katz Editores.
DUNBAR, R. 1996: *Grooming, Gossip and the Evolution of Language*, London: Faber & Faber.
—2007: *La odisea de la humanidad. Una nueva historia de la evolución del hombre*, Barcelona: Crítica.
DUPRÉ, J. 1993: *The Disorder of Things. Metaphysical Foundations of the Disunity of Science*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
—2006: *El legado de Darwin*, Buenos Aires: Katz Editores.
DUVE, Ch. de, 2002: *La vida en evolución*, Barcelona: Crítica.

DYSON, F. 1999: *Origins of Life. Revised Edition*, Cambridge: Cambridge University Press.

EARMAN, J. y J. ROBERTS 1999: «*Ceteris Paribus*, There Is No Problem of Provisos», *Synthese*, 118: 439-478.

EARMAN, J., J. ROBERTS y S. SMITH 2002: «*Ceteris Paribus* Lost», *Erkenntnis*, 57: 281-301.

EHRLICH, p. R. y P. RAVEN, 1969: «Differentiation of Populations», *Science*, 165: 1228-1232. (Reimpreso en M. Ereshfsky [ed.] 1992).

EL-HANI, C. N. 2007: «Between the Cross and the Sword: The Crisis of the Gene Concept», *Genetics and Molecular Biology*, 30 (2): 297-307.

ELDREDGE, N. 1995: *Reinventing Darwin: The Great Debate at the High Table of Evolution Theory*, New York: Wiley and Sons.

—2009: Darwin. *El descubrimiento del árbol de la vida*, Buenos Aires: Katz Editores.

ELDREDGE, N. y S. J. GOULD 1972: «Puctuated Equilibria: An Alternative to Philetic Gradualism», en T. J. M. Schopf (ed.) *Models in Paleobiology*, San Francisco: Freeman, Cooper and Co.: 82-115.

ELGIN, M. 2003: «Biology and a Priori Laws», *Philosophy of Science*, 70: 1380-1389.

—2006: «There May Be Strict Empirical Laws in Biology, after All», *Biology and Philosophy*, 21: 119-134.

ELITZUR, A. C., 1994: «Let There Be Life. Thermodynamic Reflections on Biogenesis and Evolution», *Journal of Theoretical Biology*, 168: 429-459.

EMMECHE, C. 1997: «Defining Life, Explaining Emergence».

—1998: *Vida simulada en el ordenador*, Barcelona: Gedisa.

EMMECHE, C., S. KOPPE y F. STJERNFELT: 1997 «Explaining Emergence: Towards an Ontology of Levels», *Journal for General Philosophy of Science*, 28: 83-119.

ERESHEFSKY, M. 1992: «Eliminative Pluralism», *Philosophy of Science*, 59: 671-690. (Reimpreso en Hull y Ruse [eds.] 1998: 348-368).

—1998: «Species Pluralism and Anti-Realism», *Philosophy of*

Science, 65: 103-120.
—2002: «Species», *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, Edward N. Zalta (ed.).
—(ed.) 1992: *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*, Cambridge, MA: The MIT Press.
ETXEBERRIA, A. y J. UMEREZ 2009: «Biological Organization and the Role of Theoretical Biology: Function and Autonomy», en J. L. González Recio (ed.), *Philosophical Essays on Physics and Biology*, Hildesheim: Georg Olms: 303-323.
ETXEBERRIA, A. y M. LÁZARO 2008: «On Manufactured Life and the Biology of the Impossible», *Ludus Vitalis*, vol. XVI, n.º 29: 105-126.
ETXEBERRIA, A. y T. GARCÍA AZKONOBIETA 2004: «Sobre la noción de información genética: semántica y excepcionalidad», *Theoria*, 50: 209-230.
FALK, R. 2001: «The Rise and Fall of Dominance», *Biology and Philosophy*, 16: 285-323.
FARLEY, J. y G. L. GEISON 1974: «Science, Politics, and Spontaneous Generation in the Nineteenth-Century France: The Pasteur-Pouchet Debate», *Bulletin of the History of Medicine*, 2: 161-198.
FARMER, J. D. y A. BELIN 1992: «Artificial Life: The Coming Evolution», en Langton *et al.*, *Artificial Life II*, Redwood City, Cal.: Addison-Wesley: 815-833.
FERNÁNDEZ OSTOLAZA, J. y A. MORENO BERGARECHE 1997: *La vie artificielle*, Paris: Seuil.
FETZER, J. H. 2005: *The Evolution of Intelligence*, Chicago: Open Court.
FLEISCHAKER, G. R. 1990: «Origins of Life: An Operational Definition», *Origins of Life and Evolution of Biosphere*, 20: 127-137.
FODOR, J. 1983: *The Modularity of Mind*, Cambridge, MA: The MIT Press.
—2000: *The Mind Doesn't Work That Way*, Cambridge, MA: The MIT Press.
—2008a: «Against Darwinism», *Mind and Language*, vol. 21(1): 1-24.

—2008b: «Replies», *Mind and Language*, vol. 21(1): 50-57.

FODOR, J. y M. PIATTELLI-PALMARINI 2010: *What Darwin Got Wrong*, London: Profile Books.

FOGLE, T. 1990: «Are Genes Units of Inheritance», *Biology and Philosophy*, 5: 349-371.

FONTDEVILA, A. 1996: «The Present Concept of the Gene» en G. Munévar (ed.), *Spanish Studies in the Philosophy of Science*. Dordrecht: Kluwer, pp. 179-199.

FONTDEVILA, A. y A. MOYA 2003: *Evolución. Origen, adaptación y divergencia de las especies*, Madrid: Síntesis.

FORTERRE, P. 2010: «Defining Life: The Virus Viewpoint», *Origins of Life and Evolution of Biospheres*, 40: 151-160.

FREELAND, S. J. y L. D. HURST 1998: «The Genetic Code Is One in a Million», *Journal of Molecular Evolution*, 47: 238-248.

FUTUYMA, D. 1998: *Evolutionary Biology*, (3.a ed.), Sunderland, MA: Sinauer Associates.

—2005: *Evolution*, Sunderland, MA: Sinauer Associated.

GÄRDENFORS, P. 2003: *How Homo Became Sapiens. On the Evolution of Thinking*, Oxford: Oxford University Press. (Hay traducción al castellano: *Cómo el Homo se convirtió en sapiens*, Madrid: Espasa, 2006).

GARCÍA, E. y J. MUÑOZ (eds.) 1999: *La teoría evolucionista del conocimiento*, Madrid: Editorial Complutense.

GARCÍA AZKONOBIETA, T. 2001: «El concepto de función en biología», en J. M. Sagüillo, J. L. Falguera y C. Martínez (eds.) *Teorías formales y teorías empíricas*, Santiago: Universidade de Santiago de Compostela: 161-170.

—2005: *Evolución, desarrollo y (auto)organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo*, San Sebastián (tesis doctoral). Disponible online.

GARCÍA BARRENO, P. (ed.) 2003: *Cincuenta años de ADN. La doble hélice*, Barcelona: Espasa.

GARVEY, B. 2007: *Philosophy of Biology*, Stocksfield: Acumen.

GASPER, P. 1992: «The Philosophy of Biology», en Boyd, Gasper y Trout (eds.), *The Philosophy of Science*: 545-552.

GAYON, J. 1998: *Darwin's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*, Cambridge: Cambridge University Press.
—2000: «From Measurement to Organization: A Philosophical Scheme for the History of the Concept of Heredity», en P. Beurton, R. Falk y H.-J. Rheinberger (eds.) 2000: 69-90.
—2008: "Is a New General Theory of Evolution Emerging? A Philosophical Appraisal of Stephen Jay
Gould's
Evaluation of Contemporary Evolutionary Theory", en W. J. González (ed.) 2008: 77-105.
GERSTEIN, M. B. *et al.* 2007: «What is a Gene, Post-ENCODE? History and Updated Definition», *Genome Research*, 17: 669-681.
GHIGLIERI, M. P. 2005: *El lado oscuro del hombre. Los orígenes de la violencia masculina*, Barcelona: Tutsquets.
GHISELIN, M. 1974: «A Radical Solution to the Species Problem», *Systematic Zoology*, 23: 536-544. (Reimpreso en M. Ereshefsky [ed.] 1992: 279-291).
—1983: *El triunfo de Darwin*, Madrid: Cátedra.
—1994: «Darwin's Language may Seem Teleological, but his Thinking is Another Matter», *Biology and Philosophy*, 9: 489-492.
—1997: *Metaphysics and the Origin of Species*, Albany, NY: SUNY Press.
GIERE, R. 1999: *Science without Laws*, Chicago: The University of Chicago Press.
GILBERT, S. F. 2003: «The morphogenesis of evolutionary developmental biology», *Int. J. Dev. Biol*, 47: 467-477.
GINGERICH, P. D. 1983: «Rates of Evolution: Effects of Time and Temporal Scaling», *Science*, vol. 222, n.º 4620: 159-161.
GLYMOUR, B. 2008: «Stable Models and Causal Explanation in Evolutionary Biology», *Philosophy of Science*, 75: 571-583.
GODFREY-SMITH, P. 1993: «Functions: Consensus without Unity», *Pacific Philosophical Quarterly*, 74: 196-208. (Reimpreso en D. L. Hull y M. Ruse [eds.] 1998: 280-292).
—1998a: *Complexity and the Function of Mind in Nature*,

Cambridge: Cambridge University Press.
—1998b: «A Modern History Theory of Function», en C. Allen, M. Bekoff y G. Lauder (eds.), *Nature's Purposes*, Cambridge, MA: The MIT Press: 453-477.
—2001: «Three Kinds of Adaptationism», en S. H. Orzack y E. Sober (eds.) *Adaptationism and Optimality*, Cambridge: Cambridge University Press: 335-357.
—2007: «Conditions for Evolution by Natural Selection», *Journal of Philosophy*, 104: 489-516.
—2009: *Darwinian Populations and Natural Selection*, Oxford: Oxford University Press.
GÓMEZ PIN, V. 2005: *El hombre, un animal singular*, Madrid: La esfera de los libros.
GONTIER, N, 2006: «Evolutionary Epistemology», *The Internet Encyclopaedia of Philosophy*.
GONTIER, N., J-P. VAN BENDEGEM y D. AERTS (eds.) 2006: *Evolutionary Epistemology, Language and Culture. A Non-Adaptationist, Systems Theoretical Approach*, Dordrecht: Springer.
GONZÁLEZ, W. J. (ed.) 2008: *Evolutionism: Present Approaches*, La Coruña: Net-biblo.
GONZÁLEZ DONOSO, J. M. 2009: «Conferencia inagural: Darwin y los equilibrios intermitentes», en P. Palmqvist y J. A. Pérez-Claros (coords.) *Comunicaciones de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Málaga: Universidad de Málaga, pp. 1-25.
GONZÁLEZ RECIO, J. L. 2004: *Teorías de la vida*, Madrid: Síntesis.
GOODWIN, B. 1994: *Las manchas del leopardo*, Barcelona: Tusquets.
GORMAN, M. E. 1992: *Simulating Science*, Bloomington: Indiana University Press.
GOULD, S. J. 1970: "Dollo on Dollo's Law: Irreversibility and the Status of Evolutionary Laws", *Journal of the History of Biology*, 3: 189-212.

—1977: «Caring Groups and Selfish Genes», *Natural History*, vol. 86.
—1980: «The Promise of Paleobiology as a Nomothetic, Evolutionary Disciline», *Paleobiology*, 6: 96-118.
—1986: *El pulgar del panda*, Barcelona: Orbis.
—1989a: «Darwin's Ultimate Burial», en M. Ruse (ed.) *Philosophy of Biology*, Englewood Cliffs, N. J.: Prentice Hall: 93-98. (Publicado originalmente en 1976 en *Natural History*, vol. 85, 8).
—1989b: *Wonderful Life. The Burgess Shale and the Nature of History*, New York: W. W. Norton & Company. (Traducción al castellano: *La vida maravillosa*, Barcelona: Crítica, 1991).
—1994: «La evolución de la vida en la Tierra», *Investigación y ciencia*, 219, diciembre, pp. 55-61.
—1997: *La falsa medida del hombre*, Barcelona: Crítica.
—2000: *Ciencia versus religión. Un falso conflicto*, Barcelona: Crítica.
—2004: *La estructura de la teoría de la evolución*, Barcelona: Tusquets. (Edición original del 2002: *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press).
GOULD, S. J. y N. ELDREDGE 1977: «Punctuated Equilibria: The Tempo and Mode of Evolution Revisited», *Paleobiology*, vol. 3, n.º 2, pp. 115-151.
GOULD, S. J. y R. LEWONTIN 1979: «The Spandrels of San Marcos and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptionist Programme», *Proceedings of the Royal Society of London*, vol. B205, n.º 1161: 581-598.
GOULD, S. J. y E. A. LLOYD 1999: «Individuality and Adaptation Across Levels of Selection: How Shall we Name and Generalize the Unit of Darwinism?», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 96, n.º 21: 11 904-11 909.
GOULD, S. J. y E. S. VRBA 1982: «Exaptation: A Missing Term in the Science of Form», *Paleobiology* 8 (1): 4-15. (Reimpreso en D. L. Hull y M. Ruse [eds.] 1998: 52-71).
GRANT, B. R. y P. R. GRANT 1993: “Evolution of

Darwin’s
Finches Caused by a Rare Climatic Event”, *Proceedings: Biological Sciences*, vol. 251, n.º. 1331 (Feb. 22), pp. 111-117.

GRANTHAM, T. A. 2004: «Conceptualizing the (Dis)unity of Science», *Philosophy of Science*, 71: 133-155.

GRAVES, L., B. L. HORAN y A. ROSENBERG 1999: «Is Indeterminism the Source of the Statistical Character of Evolutionary Theory?», *Philosophy of Science*, 66: 140-157.

GRENE, M. y D. DEPEW 2004: *The Philosophy of Biology. An Episodic History*, Cambridge: Cambridge University Press.

GRENE, M. y E. MENDELSOHN (eds.) 1976: *Topics in the Philosophy of Biology*, Dordrecht: Reidel.

GRIFFITHS, P. E. 1999: «Squaring the Circle: Natural Kinds with Historical Essences», R. A. Wilson (ed.), 1999: 209-228.

—2002: «Lost: One Gene Concept, Reward to Finder», *Biology and Philosophy*, 17. 271-283.

GROVE, J. W. 1989: *In defence of Science. Science, technology, and politics in modern society*, Toronto: University of Toronto Press.

GUILLÉN-SALAZAR, F. (ed.) 2005: *Existo, luego pienso. Los primates y la evolución de la inteligencia humana*, Madrid: Ateles Editores.

GUTIÉRREZ LOMBARDO, R., J. MARTÍNEZ CONTRERAS Y J. L. VERA CORTÉS (eds.) 1999: *Estudios en historia y filosofía de la biología*, México, D. F.: Américo Arte Editores.

HAGEN, E. H. 2005: «Controversial Issues in Evolutionary Psicology», en D. M. Buss (ed.), *The Handbook of Evolutionary Psychology*, New Jersey: Wiley and Sons: 145-173.

HAGEN, J. B. 1999: “Retelling Experiments: H. B. D.
Kettlewell’s
Studies of Industrial Melanism in Peppered Moths”, *Biology and Philosophy*, 14: 39-54.

HAHLWEG, K. y C. A. HOOKER (eds.) 1989: *Issues in Evolutionary Epistemology*, Albany, NY: SUNY Press.

HALL, B. K. y W. M. OLSON (eds.) 2003: *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge, MA: Harvard

University Press.
HAMER, D. 2004: *The God Gene. How Faith Is Hardwired into Our Genes*, New York: Doubleday.
HAMILTON, W. D. 1964: «The Genetical Evolution of Social Behavior I», *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-16.
HANSEN, T. A. 1983: «Modes of Larval Development and Rates of Speciation in Early Tertiary Neogastropods», *Science*, 220: 501-502.
HEMPEL, C. G. 1979: «La función de las leyes generales en la historia», en *La explicación científica*, Buenos Aires: Paidós: 233-246.
HENNIG, W. 1966: *Phylogenetics Systematics*, Urbana, Ill.: University of Illinois Press.
HEYES, C. & L. HUBER (eds.) 2000: *The Evolution of Cognition*, Cambridge, MA: The MIT Press.
HICKMAN, C. P., L. S. ROBERTS y A. LARSON 1998: *Principios integrales de Zoología*, Madrid: McGraw-Hill, 10.a ed.
HODGE, J. y G. RADICK 2003: *The Cambridge Companion to Darwin*, Cambridge: Cambridge University Press.
HORAN, B. L. 1994: «The Statistical Character of Evolutionary Theory», *Philosophy of Science*, 61: 76-95.
HOSKEN, D. J. y F. BALLOUX 2002: "Thirty Years of Evolution in Darwin's
Finches", *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 17, n.º 10, pp. 447-448.
HULL, D. L. 1976: «Are Species Really Individuals?», *Systematic Zoology*, 25: 174-191.
—1978: «A Matter of Individuality», *Philosophy of Science*, 45: 335-360. (Reimpreso en Ereshefsky [ed.] 1992: 293-316 y Sober [ed.] 1994: 193-215).
—1980: «Individuality and Selection», *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 311-332.
—1988: *Science as a Process: An Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science*, Chicago: The University of Chicago Press.
—1989: *The Metaphysics of Evolution*, Albany, NY: SUNY Press.

—1992: «The Effect of Essentialism on Taxonomy: Two Thousand Years of Stasis», en Ereshefsky (ed.) 1992: 199-225.

—1999: «The Use and Abuse of Sir Karl Popper», *Biology and Philosophy*, 14: 481-504.

HULL, D.L. y M. RUSE (eds.) 1998: *The Philosophy of Biology*, Oxford: Oxford University Press.

—(eds.) 2007: *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*, Cambridge: Cambridge University Press.

HUNTER, R.S.T., A.J. ARNOLD y W.C. PARKER 1988: «Evolution and Homeomorphy in the Development of the Paleocene *Planorotalites pseudomenardii* and the Miocene *Globorotalia* (*Globorotalia*) *maragritae* Lineages», *Micropaleontology*, 34: 181-192.

JABLONKA, E. y M.J. LAMB 2006: *Evolution in Four Dimensions*, Cambridge, MA: The MIT Press.

JABLONSKI, D. 1986: «Larval Ecology and Macroevolution in Marine Invertebrates», *Bulletin of Marine Science*, 39: 565-587.

JACOB, F. 1999: *La lógica de lo viviente. Una historia de la herencia*, Barcelona: Tusquets.

JAUME RODRÍGUEZ, A.L. 2009: *Función biológica y contenido mental.* (Tesis doctoral inédita, Universidad de Salamanca).

JUMONVILLE, N. 2002: «The Cultural Politics of the Sociobiology Debate», *Journal of the History of Biology*, 35: 569-593.

KAUFFMAN, S.E. 1993: *The Origins of Order: Self-Organisation and Selection in Evolution*, New York: Oxford University Press.

—1995: *At Home in the Universe*, New York: Oxford University Press.

—2000: *Investigations*, Oxford: Oxford University Press.

—2007: «Origin of Life and the Living State», *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, 37: 315-322.

KELLER, E.F. 1995: *Refiguring Life*, New York: Columbia University Press.

—2002a: *El siglo del gen*, Barcelona: Península.

—2002b: *Making Sense of Life. Explaining Biological Development with Models, Metaphors, and Machines*, Cambridge, MA: Harvard University Press.

KELLER, E. F. y E. A. LLOYD (eds.) 1994: *Keywords in Evolutionary Biology*, Cambridge, MA: Harvard University Press.

KELLER, L. 1999: *Levels of Selection in Evolution*, Princeton, NJ: Princeton University Press.

KETTLEWELL, H. B. D. 1955: «Selection Experiments on Industrial Melanism in the Lepidoptera», *Heredity*, 9: 323-342.

—1956: «Further Selection Experiments on Industrial Melanism in the Lepidoptera», *Heredity*, 10: 287-301.

KIM, J. 1978: «Supervenience and Nomological Incommensurables», *American Philosophical Quarterly*, 15: 149-156.

—1993: *Supervenience and Mind*, New York: Cambridge University Press.

—1994: «Supervenience», en S. Guttenplan (ed.), *A Companion to the Philosophy of Mind*, Oxford: Blackwell: 575-583.

—1996: *Philosophy of Mind*, Boulder: Westview Press.

—1998: «The Mind-Body Problem after Fifty Years», en A. O'Hear (ed.), *Current Issues in Philosophy of Mind*, Cambridge: Cambridge University Press: 3-21.

KIMURA, M. 1983: *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.

—1994: «Neutralism», en E. F. Keller y E. A. Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Cambridge, MA: Harvard University Press, pp. 225-230.

KIRSCHNER, M. W. y J. C. GERHART 2005: *The Plausibility of Life. Resolving Dilemma Darwin's*, New Haven: Yale University Press.

KITCHER, P. 1982a: *Abusing Science. The Case against Creationism*, Cambridge, MA: The MIT Press.

—1982b: «Genes», *Brit. J. Phil. Sci.*, 33: 337-359.

—1984: «Species», *Philosophy of Science*, 51: 308-333. (Reimpreso en Kitcher 2003: 113-134).

—1985: *Vaulting Ambition: Sociobiology and the Quest for Human Nature*, Cambridge, Mass.: The MIT Press.

—1989: «Some Puzzles about Species», en M. Ruse (ed.) *What the*

Philosophy of Biology Is: Essays Dedicated to David Hull, Dordrecht: Kluwer: 183-208. (Reimpreso en Kitcher 2003: 135-158).
—1991: «1953 and All That: The Tale of two Sciences», en Boyd *et al. The Philosophy of Science*, Cambridge, MA: The MIT Press: 553-570. (Publicado originalmente en 1984 en *The Philosophical Review*, 43: 335-371. Reimpreso en Kitcher 2003: 3-30).
—1993: «Function and Design», en P. French *et al.* (eds.), *Midwest Studies in Philosophy*, XVIII, Notre Dame, Indiana: The University of Notre Dame Press. (Reimpreso en Hull y Ruse [eds.] 1998: 258-279, y en Kitcher 2003: 159-176).
—1997: *The Lives to Come. The Genetic Revolution and Human Possibilities*, New York: Touchstone.
—2003: *In Mendel's Mirror. Philosophical Reflections on Biology*, Oxford: Oxford University Press.
—2007: *Living with Darwin*, Oxford: Oxford University Press.
KLEIBER, M. 1961: *The Fire of Life*, New York: Wiley.
KLEIN, R. G. & B. EDGAR 2002: *The Dawn of Human Culture*, New York: John Wiley & Sons.
KOLB, V. M. 2007: «On the Applicability of the Aristotelian Principles to the Definition of Life», *International Journal of Astrobiology*, 6 (1): 51-57.
KORNBLITH, H. 1994: *Naturalizing Epistemology*, 2.a ed., Cambridge, Mass.: MIT Press.
—2005: *Knowledge and its Place in Nature*, Oxford: Oxford University Press.
KÖRNER, S. 1981: *Kant*, Madrid: Alianza Editorial.
KORZENIEVWSKI, B. 2001: «Cybernetic Formulation of the Definition of Life», *J. Theor. Biol.* 209: 275-286.
KRIEGER, G. J. 1998: «Transmogrifying Teleological Talk?», *Hist. Phil. Life Sci.*, 20: 3-34.
KUNIN, V. 2000: «A System of Two Polymerases. A Model for the Origin of Life», *Orig. Life Evol. Biosphere*, 30: 459-466.
KURZBAN, R. 2002: «Alas Poor Evolutionary Psychology: Unfairly Accused, Unjustly Condemned», *The Human Nature Review*, 2:

99-109.

LACADENA, J. R. 1999: *Génetica general. Conceptos fundamentales*, Madrid: Síntesis.

LACK, D. 1947: *Darwin's Finches: An Essay on the General Biological Theory of Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.

LALAND, K. N. & G. R. BROWN 2002: *Sense and Nonsense. Evolutionary Perspectives on Human Behaviour*, Oxford: Oxford University Press.

LANGE, M. 1993: «Natural Laws and the Problem of Provisos», *Erkenntnis*, 38: 233-248.

—2000: *Natural Laws in Scientific Practice*, Oxford: Oxford University Press.

—2002: «Who's Afraid of Ceteris-Paribus Laws? Or: How I Learned to Stop Worrying and Love Them», *Erkenntnis*, 57: 407-423.

LANGTON, C. G. 1989/1996: «Artificial Life», en Boden (ed.), 1996: 39-94.

LAUBICHLER, M. D. y J. MAIENSCHEIN 2007: *From Embryology to. A History of Developmental Evolution*
Evo-Devo
, Cambridge, MA: The MIT Press.

LAUDAN, L. 1982: «Commentary: Science at the Bar-Causes for Concern», *Science, Technology, and Human Values*, vol. 7, n.º 41: 16-19. (Reimpreso en M. Curd y J. A. Cover [eds.], *Philosophy of Science. The Central Issues*, New York: Norton & Company, 1998: 48-53).

LEAKEY, R. y R. LEWIN 1999: *Nuestros orígenes. En busca de lo que nos hace humanos*, Barcelona: Crítica.

LEITH, B. 1986: *El legado de Darwin*, Barcelona: Salvat.

LENNOX, J. G. 1993: «Darwin was a Teleologist», *Biology and Philosophy*, 8: 409-421.

—1999: «Philosophy of Biology», en W. Salmon *et al.* (eds.) *Introduction to the Philosophy of Science*, Indianapolis: Hackett Publishing Company.

—2008: «Darwinism and Neo-Darwinism», en S. Sarkar y A. Plutynski (eds.) 2008: 77-98.

LEVAY, S. 1991: «A difference in hypothalamic structure between homosexual and heterosexual men», *Science*, 253: 1034-1037.

LEVINS, R. y R. LEWONTIN 1985: *The Dialectical Biologist*, Cambridge, MA: Harvard University Press.

LEWENS, T. 2000: «Function Talk and the Artefact Model», *Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed. Sci.*, vol. 31, n.º 1: 95-111.

—2007a: *Darwin*, London: Routledge.

—2007b: «Cultural Evolution», *Stanford Encyclopedia of Philosophy*, E. N. Zalta (ed.).

—2007c: «Adaptation», en D. Hull y M Ruse (eds.), *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*, Cambridge: Cambridge University Press: 1-21.

LEWONTIN, R. C. 1970: «The Units of Selection», *Annual Review of Biology and Systematics*, 1: 1-18.

—1979: «Sociobiology as an Adaptationist Program», *Behavioral Science*, 24 (1): 5-14.

—1982: «Organism and Environment», en H. C. Plotkin (ed.), *Learning, Development, and Culture*, Chichester: John Wiley & Sons: 151-170.

—1993: *The Doctrine of DNA*, London: Penguin Books.

—2001: *El sueño del genoma humano y otras ilusiones*, Barcelona: Paidós.

LEWONTIN, R. y L. C. DUNN 1960: «The Evolutionary Dynamics of a Polymorphism in the House Mouse», *Genetics*, 45: 705-722.

LEWONTIN, R., S. ROSE y L. KAMIN (1987), *No está en los genes*, Barcelona: Crítica.

LLOYD, E. A. 1986: «Evaluation of Evidence in Group Selection Debates», *PSA 1986*, vol. 1: 483-493.

—1994: *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*, Princeton, NJ: Princeton University Press.

—2005a: «Why the Gene Will Not Return», *Philosophy of Science*, 72: 287-310.

—2005b: *The Case of the Female Orgasm. Bias in the Science of Evolution*, Cambridge, MA: Harvard University Press.

—2007: «Units and Levels of Selection», en D. L. Hull y M. Ruse (eds.) 2007:44-65.

LLOYD, E. A. y E. J. GOULD 1993: «Species Selection on Variability», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol. 90: 595-599.

LÓPEZ BELTRÁN, C. 2004: *El sesgo hereditario. Ámbitos históricos del concepto de herencia biológica*, México: UNAM.

LÓPEZ CEREZO, J. A. y J. L. LUJÁN LÓPEZ 1989: *El artefacto de la inteligencia. Una reflexión crítica sobre el determinismo biológico de la inteligencia*, Barcelona: Anthropos.

LORENZ, K. 1973: *Die Rückseite des Spiegels*, München: Piper. (Traducción al castellano: *La otra cara del espejo*, Barcelona: Círculo de Lectores, 1989).

LORENZ, K. y F. M. WUKETITS (eds.) 1984: *La evolución del pensamiento*, Barcelona: Argos Vergara.

LORENZANO, P. 2007: «Exemplars, Models and Laws in Classical Genetics», en Falguera, J. L. *et al.* (eds.) *Temas actuales de Lógica y Filosofía Analítica*, Santiago de Compostela: USC: 89-102.

LOVELOCK, J. 1995: *Las edades de Gaia*, Barcelona: Tusquets.

LUCKOW, M. 1995: «Species Concepts: Assumptions, Methods, and Applications», *Syst. Bot.*, 20: 589-605.

LUJÁN, J. L. 2007: «Alcance y límites de los modelos evolucionistas de cambio científico», *Ludus Vitalis*, vol. XV, n.º 28: 3-20.

LUTES, A. A., D. P. BAUMANN, W. B. NEAVES y P. BAUMANN 2011: «Laboratory Synthesis of an Independently Reproducing Vertebrate Species», *PNAS*, vol. 108, n.º 24: 9910-9915.

MACDONALD, G. y D. PAPINEAU (eds.) 2006: *Teleosemantics*, Oxford: Oxford University Press.

MACHERY, E. 2011: «Why I Stopped Worrying about the Definition of Life… and Why you Should as Well», *Synthese* (published online: 29 january 2011).

MAHNER, M. y M. BUNGE 1997: *Foundations of Biophilosophy*, Berlin: Springer.

MANSER, A. R. 1965: «The Concept of Evolution», *Philosophy*, 40: 18-24.

MARCOS, A. 1992: «Teleología y teleonomía en las ciencias de la vida», *Diálogo filosófico*, 22: 42-57.

—1995: «Biología, realismo y metáfora», *Ágora*, 14: 77-97.

—1996: *Aristóteles y otros animales. Una lectura filosófica de la Biología aristotélica*, Barcelona: PPU.
—2008: «The Species Concept in Evolutionary Biology: Current Polemics», en W. J. González (ed.), 2008: 121-142.
MARGULIS, L. 2001: *El origen de la célula*, Barcelona: Reverté.
—2002: *Planeta simbiótico. Un nuevo punto de vista sobre la evolución*, Madrid: Debate.
MARGULIS, L. y D. SAGAN 2000: *What is Life?*, Berkeley: University of California Press.
—2002: *Adquiring Genomes. A Theory of the Origins of Species*, New York: Basic Books.
MARTÍN-LOECHES, M. 2007: *La mente del «Homo sapiens». El cerebro y la evolución humana*, Madrid: Aguilar.
MARTÍNEZ CONTRERAS, J. y J. J. VEÁ (eds.) 2002: *Primates: Evolución, cultura y diversidad. Homenaje a Jordi Sabater Pi*, México, D. F.: Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.
MARTÍNEZ, M. 2007: «La selección natural y su papel causal en la generación de la forma», en A. Rosas (ed.) 2007b: 19-35.
MARTÍNEZ, M. y A. MOYA 2009: «Selección natural, creatividad y causalidad», *Teorema*, 28 (2): 71-94.
MARTÍNEZ, S. y A. BARAHONA (eds.) 1998: *Historia y explicación en biología*, México, D. C.: Fondo de Cultura Económica.
MARTÍNEZ, S. y L. OLIVÉ (eds.) 1997: *Epistemología evolucionista*, México: Paidós.
MARTÍNEZ-FREIRE, P. 1992: «Procesos mentales y cognitivismo», *Revista de Filosofía*, vol. V, n.º 7, pp. 143-159.
—1995: «El impacto de las ciencias cognitivas en la filosofía del conocimiento», en P. Martínez Freire (ed.), *Filosofía y ciencias cognitivas*, suplemento n.º 3 de *Philosophica Malacitana*, Málaga: Universidad de Málaga, pp. 51-66.
—2004: «Psicología y materialismo», *Contrastes*, 9: 123-142.
—2007: *La importancia del conocimiento*, La Coruña: Netbiblo.
MATTHEN, M. 2005: «Review of In Mendel Mirror: Philosophical Reflection on Biology, Philip Kitcher», *The Journal of Philosophy*, 5: 206-216.

MATTHEN, M. y A. ARIEW 2002: «Two Ways of Thinking about Fitness Natural Selection», *The Journal of Philosophy*, 99 (2): 55-83.

MATTHEN, M. y CH. STEPHENS (eds.) 2007: *Philosophy of Biology*, Amsterdam-Elsevier.

MATURANA, H. y F. VARELA 1996: *El árbol del conocimiento*, Madrid: Debate.

—1998: *De Máquinas y Seres Vivos, autopoiesis de la organización de lo vivo*, Santiago se Chile: Editorial Universitaria. (5.a edición).

MAUND, B. 2000: «Proper Functions and Aristotelian Functions in Biology», *Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed. Sci.*, 31 (1): 155-178.

MAYNARD SMITH, J. 1964: «Group Selection and Kin Selection: A Rejoinder», *Nature*, 201: 1145-1147.

—1976: «Group Selection», *Quarterly Review of Biology*, 51: 277-283.

—1987: *Los problemas de la biología*, Madrid: Cátedra.

—1998: *Shaping Life. Genes, Embryos and Evolution*, London: Weidenfeld & Nicolson.

MAYDEN, R. L. 1997: «A Hierarchy of Species Concepts: The Denouement in the Saga of the Species Problem», en M. F. Claridge, H. A. Dawah y M. R. Wilson (eds.), *Species: The Units of Biodiversity*, London: Chapman and Hall: 381-424.

MAYNARD SMITH, J. y E. SZATHMÁRY 1997: *The Major Transitions in Evolution*, Oxford: Oxford University Press.

—1999: *The Origins of Life*, Oxford: Oxford University Press. (Hay traducción al castellano bajo el título de *Ocho hitos de la evolución* en Barcelona: Tusquets, 2001).

MAYR, E. 1940: «Speciation Phenomena in Birds», *American Naturalist*, 124: 253.

—1942: *Systematics and the Origin of Species*, New York: Columbia University Press.

—1963: *Animal Species and Evolution*, Cambridge, MA: Harvard University Press.

—1970: *Populations, Species, and Evolution. An Abridgment of*

Animal Species and Evolution, Cambridge, MA: Harvard University Press.
—1976: *Evolution and the Diversity of Life*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
—1982: *The Growth of Biological Thougth: Diversity, Evolution, and Inheritance*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
—1982: «How to Carry Out the Adaptationist Program?», *American Naturalist*, 121: 324-333. (Reimpreso en Mayr 1988: 149-159).
—1988: *Toward a New Philosophy of Biology*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
—1992: *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*, Barcelona: Crítica.
—1996: «What is a Species, and What is not», *Philosophy of Science*, 63: 262-277.
—1998a: «The Multiple Meanings of "Ideological"», *Hist. Phil. Life Sci.*, 20: 35-40.
—1998b: *Así es la Biología*, Madrid: Debate.
—2004: *What Makes Biology Unique?* Cambridge: Cambridge University Press. (Trad. *Por qué es única la biología*, Buenos Aires: Katz Editores, 2006).
MAYR, E. y P. ASHLOCK 1991: *Principles of Systematic Zoology*, McGraw-Hill.
McINTYRE, L. 1997: «Gould on Laws in Biological Science», *Biology and Philosophy*, 12: 357-367.
McLAUGHLIN, P. 2001: *What Functions Explain. Functional Explanation and Self Reproducing System*, Cambridge: Cambridge University Press.
McSHEA, D. W. 1998: «Complexity and evolution: what everybody knows», en, D. L. Hull and M. Ruse (eds.), *The Philosophy of Biology*, Oxford: Oxford University Press: 625-649. (Publicado originalmente en *Biology and Philosophy*, 6 [1991]: 303-324).
MEYER, Ph. (1996), *La ilusión necesaria*, Barcelona: Ariel.
MEYERS, R. G. 1990: «Evolution as a Ground for Realism», en N. Rescher (ed.), *Evolution, Cognition and Realism*, pp. 111-118.
MICHOD, R. E. 1999: *Darwinian Dynamics. Evolutionary*

Transitions in Fitness and Individuality, Princeton, NJ: Princeton University Press.
MIKKELSON, G. M. 2001: «Complexity and Verisimilitude: Realism for Ecology», *Biology and Philosophy*, 16: 533-546.
MILLIKAN, R. G. 1984: *Language, Thought, and Other Biological Categories*, Cambridge, MA: MIT Press.
—1989: «In Defense of Proper Functions», *Philosophy of Science*, 56: 288-302.
—1993: *White Queen Psychology and Other Essays for Alice*, Cambridge, MA: The MIT Press.
MILLS, S. K. y J. H. BEATTY 1979: «The Propensity Interpretation of Fitness», *Philosophy of Science*, 46: 263-286. (Reimpreso en E. Sober [ed.] 1994: 323).
MILLSTEIN, R. L. 2002: «Are Random Drift and Natural Selection Conceptually Distinct?», *Biology and Philosophy*, 17: 33-53.
MISHLER, B. D. y R. N. BRANDON 1987: «Individuality, Pluralism, and the Phylogenetic Species Concept», *Biology and Philosophy*, 2: 397-414. (Reimpreso en D. Hull y M. Ruse [eds.] 1998: 300-318).
MISHLER, B. D. y M. J. DONOGHUE 1982: «Species Concepts: A Case for Pluralism», *Systematic Zoology*, 31: 491-503. (Reimpreso en Sober [ed.] 1994: 217-232 y en M. Ereshefsky [ed.] 1992:121-137).
MITCHELL, S. D. 1997: «Pragmatic Laws», *Philosophy of Science*, 64 (proceedings): 468-479.
—2000: «Dimensions of Scientific Law», *Philosophy of Science*, 67: 242-265.
—2002: «*Ceteris Paribus* —An Inadequate Representation for Biological Contingency», *Erkenntnis*, 57: 329-350.
—2003: *Biological Complexity and Integrative Pluralism*, Cambridge: Cambridge University Press.
MITHEN, S. 1996: *The Prehistory of the Mind*, London: Thames and Hudson. (Traducción al castellano: *Arqueología de la mente*, Barcelona: Crítica, 1998).
MONOD, J. 1981: *El azar y la necesidad*, Barcelona: Tusquets.
MORENO, A., A. ETXEBERRÍA y J. UMEREZ 1995: «Universality Without Matter?», en R. Brooks y R Maes (eds.) *Artificial*

Life IV, Cambridge, MA: The MIT Press: 406-10.
MORENO, A. y J. FERNÁNDEZ 1997: «Definición de vida y universalización de la biología», *Arbor*, 621: 101-112.
MORENO, A., J. UMEREZ y J. FERNÁNDEZ 1994: «Definition of Life and the Research Program in Artificial Life», *Ludus Vitalis*, 2 (3): 15-33.
MORENO, A. y K. RUIZ MIRAZO 1999: «Metabolism and the Problem of its Universalization», *BioSystems*, 49: 45-61.
MORENO, J. 2008: *Los retos actuales del darwinismo. ¿Una teoría en crisis?*, Madrid: Síntesis.
MORITZ, C. y K. BI 2011: «Spontaneous Speciation by Ploidy Elevation: Laboratory Synthesis of a New Clonal Vertebrate», *PNAS*, vol. 108, n.º 24: 9733-9734.
MOSS, L. 2001: «Deconstructing the Gene and Reconstructing Developmental Systems», en S. Oyama, P. Griffiths y R. Gray (eds.), *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*, Cambridge, MA: MIT Press.
—2002: *What Genes Can't Do*, Cambridge, MA: MIT Press.
MOSTERÍN, J. 2006: *La naturaleza humana*, Madrid: Espasa Calpe.
MOYA, A. 1989: *Sobre la estructura de la teoría de la evolución*, Barcelona: Anthropos.
—2010: *Evolución. Puente entre las dos culturas*, Pamplona: Laetoli.
MUNÉVAR, G. 1998: *Evolution and the Naked Truth*, Aldershot: Ashgate.
MÜNZ, P. 1993: *Philosophical Darwinism. On the Origin of Knowledge by Means of Natural Selection*, London: Routledge.
NAGEL, E. 1981: *La estructura de la ciencia*, Barcelona: Paidós.
NEANDER, K. 1988: «What does Natural Selection Explain? Correction to Sober», *Philosophy of Science*, 55 (3): 422-426.
—1991: "Functions as Selected Effects: The Conceptual Analyst's Defense", *Philosophy of Science*, 58: 168-184.
—1995: «Pruning the Tree of Life», *Brit. J. Phil. Sci.* 46: 59-80.
—2007: «Biological Approaches to Mental Representation», M. Matthen & Ch. Stephens (eds.), *Philosophy of Biology*,

Amsterdam: Elsevier: 549-565.

NILSSON D. E. y S. PELGER 1994: «A Pessimistic Estimate of the Time Required for an Eye to Evolve», *Proceedings of the Royal Society of London*, B 256: 53-58.

NUMBERS, R. L. 2009: «Mito n.º 24. El creacionismo es un fenómeno exclusivamente americano», en R. L, Numbers (ed.), *Galileo fue a la cárcel y otros mitos acerca de la ciencia y la religión*, Barcelona: Biblioteca Buridán: 223-231.

NÚÑEZ DE CASTRO, I. 1980: «Epistemología de la Bioquímica y Biología Molecular», *Pensamiento*, 36: 425-435.

—2009: «En busca de Lógos para Bios. Estado de la cuestión en Biofilosofía», *Diálogo filosófico*, 74: 204-230.

O'CONNOR, T. 1994: «Emergent Properties», *American Philosophical Quarterly*, 31: 91-104.

ODLING-SMEE, J., K. N. LALAND y M. W. FELDMAN 2003: *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*, Princeton, NJ: Princeton University Press.

OKASHA, S. 2002: *Philosophy of Science. A Very Short Introduction*, Oxford: Oxford University Press.

—2003a: «Recent Work on the Levels of Selection Problem», *The Human Nature Review*, 3: 349-356.

—2003b: «Does the Concept of "Clade Selection" Make Sense?», *Philosophy of Science*, 70: 739-751.

—2006: *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford: Oxford University Press.

—2008: «The Units and Levels of Selection», en S. Okasha y A. Plutynski (eds.) 2008: 138-156.

OLBY, R. C. 1991: *El camino a la doble hélice*, Madrid: Alianza.

OPARIN, A. I. 1961: *Life: Its Nature, Origin and Development*, New York: Academic Press.

ORGEL, L. E. y F. H. C. CRICK 1980: «Selfish DNA: the ultimate parasite», *Nature*, 284: 604-607.

ORR, H. A., J. P. MASLY y N. PHADNIS 2006: «Speciation in *Drosophila*: From Phenotypes to Molecules», *Journal of Heredity*, doi: 10.1093/jhered/esl060.

ORZACK, S. H. y E. SOBER 2001: *Adaptationism and Optimality*,

Cambridge: Cambridge University Press.
OYAMA, S., P. E. GRIFFITHS y R. D. GRAY 2001: *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*, Cambridge, MA: The MIT Press.
PACE, N. R. 2010: «The Universal Nature of Biochemistry», en M. Bedau y C. Cleland (eds.) 2010: 157-163.
PACHO, J. 1995: *¿Naturalizar la razón? Alcance y límites del naturalismo evolucionista*, Madrid: Siglo XXI.
—2005: *Positivismo y darwinismo*, Madrid: Akal.
PACHO, J. y N. URSÚA 1990: *Razón, evolución y ciencia. Problemas de la teoría evolucionista del conocimiento*, Bilbao: Desclée de Brouwer.
PAPINEAU, D. 1987: *Reality and Representation*, Oxford: Blackwell.
—1993: *Philosophical Naturalism*, Oxford: Basil Blackwell.
—1994: «La racionalidad, esclava de la verdad», en E. de Bustos *et al.* (eds.), *Perspectivas actuales de lógica y filosofía de la ciencia*, Madrid: Siglo XXI, pp. 305-316.
PATERSON, H. E. H. 1992: «The Recognition Concept of Species», en M. Ereshefsky (ed.), *The Units of Evolution*, Cambridge, MA: The MIT Press: 139-158. (Publicado originalmente en 1985).
PENNISI, E. 2006: «Brain Evolution on the Far Side», *Science*, vol. 314, n.º 5797: 244-245.
—2007: «DNA Study Forces Rethink of What It Means to Be a Gene», *Science*, vol. 316, n.º 5831: 1556-7.
PIGLIUCCI, M. 2003: «Species as Family Resemblance Concepts: The Dissolution of the Species Problem?», *BioEssays*, 25: 596-602.
PIGLIUCCI, M. y G. B. MÜLLER (eds.) 2010: *Evolution: The Extended Synthesis*, Cambridge, MA: The MIT Press.
PINKER, S. 2001: *Cómo funciona la mente*, Barcelona: Destino.
—2002: *The Blank Slate*, London: Penguin Books. (Vers. cast.: *La tabla rasa*, Barcelona: Paidós, 2003).
PITTENDRIGH, C. S. 1958: «Adaptation, Natural Selection, and Behavior», en A. Roe y G. G. Simpson (eds.), *Behavior and Evolution*, New Haven: Yale University Press: 390 y ss.

PLOTKIN, H. 1994: *Darwin Machines and the Nature of Knowledge*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
—1998: *Evolution in Mind. An Introduction to Evolutionary Psychology*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
PLUTYSKI, A. 2008: «Explaining How and Explaining Why: Developmental and Evolutionary Explanations of Dominance», *Biology and Philosophy*, 23: 363-381.
POPA, R. 2004: *Between Necessity and Probability: Searching for the Definition and Origin of Life*, Heidelberg: Springer.
POPPER, K. R. 1944-45/1979: *The Poverty of Historicism*, London: Routledge and Kegan Paul.
—1963/2002: *Conjectures and Refutations. The Growth of Scientific Knowledge*, London: Routledge and Kegan Paul.
—1972/1979: *Objective Knowledge. An Evolutionary Approach*, Oxford: Oxford University Press.
—1974a: «Intellectual Autobiography», en P. A. Schilpp (ed.), *The Philosophy of Karl Popper*, LaSalle, Ill.: Open Court: 3-181.
—1974b: «Scientific Reduction and the Essential Incompleteness of All Science», en F. J. Ayala y T. Dobzhansky (eds.), *Studies in the Philosophy of Biology*, London: Macmillan: 259-284.
—1980: «Evolution», *New Scientist*, 87 (1215): 611.
—1984: *In Search of a Better World*, London: Routledge.
—1987: «Natural Selection and the Emergence of Mind», en G. Radnitzky y W. W. Bartley III (eds.), *Evolutionary Epistemology, Rationality, and the Sociology of Knowledge*, LaSalle, Illinois: Open Court: 139-155. (Publicado originalmente en *Dialectica* 22, 3, 1978: 339-355).
—1990: «Towards an Evolutionary Theory of Knowledge», en *A World of Propensities*, Bristol: Thoemmes, pp. 27-51.
PRENTIS, S. 1993: *Biotecnología*, Barcelona: Salvat.
PRIGOGINE, I. 1980: *From Being to Becoming*, San Francisco: W. H. Freeeman.
PROSS, A. 2004: «Causation and the Origin of Life. Metabolism or Replication First?», *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, 34: 307-321.
QUINE, W. y. O. 1969: *Ontological Relativity and Other Essays*,

New York: Columbia University Press.

QUINN, Ph. L. 1984: «The Philosopher of Science as Expert Witness», en J. T. Cushing, C. F. Delaney y G. M. Gutting (eds.), *Science and Reality: Recent Work in the Philosophy of Science*, Notre Dame: University of Notre Dame Press: 32-53.

RADNITZKY G. y W. W. BARTLEY (eds.) 1987: *Evolutionary Epistemology, Rationality, and the Sociology of Knowledge*, LaSalle, Ill.: Open Court.

RANKIN, D. J. y A. LÓPEZ-SEPULCRE 2005: «Can Adaptation Lead to Extintion?», *Oikos*, 111(3): 616-619.

RAUP, D. 1991: *Extintion: Bad Genes or Bud Luck?*, New York: Norton.

RAY, T. S. 1992/1996: «An Approach to the Synthesis of Life», en Boden (ed.) 1996: 111-145.

RIESEBERG, L. H. *et al.* 1996: «Role of Gene Interactions in Hybrid Speciation: Evidence from Ancient and Experimental Hybrids», *Science*, 272: 741-745.

RESCHER, N. 1990: *A Useful Inheritance. Evolutionary Aspects of the Theory of Knowledge*, Savage: Rowman & Littlefield Publishers.

—1998: «Las modalidades de la complejidad», en P. Martinez Freire (ed.), *Filosofía actual de la ciencia*, Suplemento 3 de *Contrastes*: 223-243.

RESCHER, N. (ed.) 1986: *Current Issues in Teleology*, Lanham: University Press of America.

—(ed.) 1990: *Evolution, Cognition and Realism*, Lanham: University Press of America.

RESNIK, D. 1997: «Adaptationism: Hypothesis or Heuristic?», *Biology and Philosophy*, 12: 39-50.

REZNICK, D. N. y R. E. RICKLEFS 2009: «Darwin's Bridge between Microevolution and Macroevolution», *Nature*, 457: 837-842.

REEVE, H. K. y L. KELLER 1999: «Levels of Selection: Burying the Units-of-Selection Debate and Unearthing the Crucial New Issues», en Laurent Keller (ed.), *Levels of Selection in Evolution*: 3-14.

RICE, W. R. y E. E. HOSTERT 1993: «Laboratory Experiments on Speciation: What Have We Learned in 40 Years?», *Evolution*, vol. 47, n.º 6, pp. 1637-1653.

RICE, W. R. y G. W. SALT 1988: «Speciation via Disruptive Selection on Habitat Preference: Experimental Evidence», *The American Naturalist*, vol. 131, n.º 6, pp. 911-917.

RICHARDS, J. R. 2000: *Human Nature after Darwin*, London: Routledge.

RICHARDS, R. A. 2010: *The Species Problem. A Philosophical Analysis*, Cambridge: Cambridge University Press.

RICHERSON, P. J. y R. BOYD 2005: *Not By Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*, Chicago: University of Chicago Press.

RIDLEY, Mark, 1996: *Evolution*, (2.a ed.) Cambridge, MA: Blackwell.

RIDLEY, Matt, 2001: *Genoma*, Madrid: Punto de Lectura.

—2003: The Red Queen. Sex and the Evolution of Human Nature, New York: Harper.

RIEDL, R. 1983: *Biología del conocimiento. Los fundamentos filogenéticos de la razón*, Barcelona: Labor.

ROBERT, J. S. 2008: «Evo-devo», en M. Ruse (ed.), *Philosophy of Biology*: 291-310.

ROBERT, J. S., B. K. HALL y W. M. OLSON 2001: «Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology», *BioEssays*, 23: 954-962.

RODRÍGUEZ, J. 1999: *Ecología*, Madrid: Pirámide.

ROGERS, L. J. 1997: *Minds of Their Own*, St. Leonard: Allen & Unwin.

ROSAS, A. 2007a: «El entorno ancestral de las normas de equidad», en A. Rosas (ed.) 2007b: 275-312.

—(ed.) 2007b: *Filosofía, darwinismo y evolución*, Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

ROSE, H. y S. ROSE 2000: *Alas, Poor Darwin: Arguments against Evolutionary Psychology*, New York: Harmony Books.

ROSE, S. 2001: *Trayectorias de vida: biología, libertad, determinismo*, Barcelona: Granica.

ROSEN, R. 2000: *Essays on Life Itself*, New York: Columbia University Press.

ROSENBERG, A. 1978: «The Supervenience of Biological Concepts», *Philosophy of Science*, 45: 368-386.

—1982: «On the Propensity Definition of Fitness», *Philosophy of Science*, 49: 268-273.

—1985: *The Structure of Biological Science*, Cambridge: Cambridge University Press.

—1994: *Instrumental Biology or the Disunity of Science*, Chicago: The University of Chicago Press.

—2001: «How is Biological Explanation Possible?», *British Journal for the Philosophy of Science*, 52: 735-760.

—2006: *Darwinian Reductionism: or, How to Stop Worrying and Love Molecular Biology*, Chicago: The University of Chicago Press.

ROSENBERG, A. y R. ARP (eds.) 2010: *Philosophy of Biology: An Antology*, Oxford: Blackwell.

ROSENBERG, A. y F. BOUCHARD 2005: "Mathen and Ariew's Obituary for Fitness: Reports of its Death Have Been Greatly Exaggerated", *Biology and Philosophy*, 20: 343-353.

ROSENBERG, A. y D. W. McSHEA 2008: *Philosophy of Biology*, New York: Routledge.

ROSSLENBROICH, B. 2006: «The Notion of Progress in Evolutionary Biology —the Unresolved Problem and an Empirical Suggestion», *Biology and Philosophy*, 21: 41-70.

RUDGE, D. W. 1999: «Taking the Peppered Moth with a Grain of Salt», *Biology and Philosophy*, 14: 9-37.

RUIZ-MIRAZO, K., I. PERETÓ y A. MORENO 2004: "A Universal Definition of Life: Autonomy and Open-ended Evolution", *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, 34: 323-346.

RUIZ-MIRAZO, K., J. UMEREZ y A. MORENO 2008: "Enabling conditions for «open-ended

evolution»”, *Biology and Philosophy*, 23: 67-85.
RUSE, M. 1977: «Karl Popper’s Philosophy of Biology», *Philosophy of Science*, 44: 638-661.
—1979: *Filosofía de la biología*, Madrid: Alianza. (Primera edición en inglés de 1973).
—1982: «Creation-Science Is Not Science», *Science, Technology, and Human Values*, vol. 7, n.º 40: 72-78. (Reimpreso en M. Curd y J. A. Cover [eds.], *Philosophy of Science. The Central Issues*, New York: Norton & Company, 1998: 38-47).
—1983: *La revolución darwinista*, Madrid: Alianza.
—1986a: «Teleology and the Biological Sciences», en N. Rescher (ed.) 1986: 56-64.
—1986b: *Taking Darwin Seriously*, Oxford: Blackwell. (Trad. esp. *Tomándose a Darwin en serio*, Barcelona: Salvat, 1994).
—1987: «Biological Species: Natural Kinds, Individuals, or What?», *British Journal for the Philosophy of Science*, 38: 225-242 (Reimpreso en Ereshefsky [ed.] 1992: 343-361).
—1988: *Philosophy of Biology Today*, Albany: State University of New York Press.
—1989: *Sociobiologia*, Madrid: Cátedra.
—1990: «Does Evolutionary Epistemology Imply Realism?», en N. Rescher (ed.) 1990: 101-110.
—1994: *Tomándose a Darwin en serio*, Barcelona: Salvat.
—1995: *Evolutionary Naturalism*, London: Routledge.
—1996: *Monad to Man. The Concept of Progress in Evolutionary Biology*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
—1997: «The Origin of Life: Philosophical Perspectives», *Journal of Theoretical Biology*, 187: 473-482.
—1999: *Mistery of Mysteries. Is Evolution a Social Construction?*, Cambridge, MA: Harvard University Press. (Traducción al castellano: *El misterio de los misterios*, Barcelona: Tusquets, 2001).
—2000: «Teleology: Yesterday, Today, and Tomorrow?», *Stud. Hist. Phil. & Biomed. Sci.*, 31: 213-232.
—2006: *Darwinism and its Discontents*, Cambridge: Cambridge University Press.

—2007: *¿Puede un darwinista ser cristiano? La relación entre Ciencia y Religión*, Madrid: Siglo XXI.
—2008: *Charles Darwin*, Buenos Aires: Katz Editores.
—(ed.) 1989a: *Philosophy of Biology*, Englewood Cliffs, N. J.: Prentice Hall.
—(ed.) 1989b: *What the Philosophy of Biology Is: Essays Dedicated to David Hull*, Dordrecht: Kluwer.
—(ed.) 2008: *The Oxford Handbook of Philosophy of Biology*, New York: Oxford University Press.
RUSSELL, R. J., W. R. STOEGER y F. J. AYALA 1998: *Evolutionary and Molecular Biology. Scientific Perspectives on Divine Action*, Vatican City State: Vatican Observatory Publications.
RUSSON, A. E. & D. R. BEGUN (eds.) 2004: *The Evolution of Thought: Evolutionary Origins of a Great Ape Intelligence*, Cambridge, UK: Cambridge University Press.
SAARINEN, E. (ed.) 1982: *Conceptual Issues in Ecology*, Dordrecht: Reidel.
SAHALINS, M. 1982: *Uso y abuso de la biología*. Madrid: Siglo XXI.
SAMPEDRO, J. 2002: *Deconstruyendo a Darwin*, Barcelona: Crítica.
SANMARTÍN, J. 1987: *Los nuevos redentores. Reflexiones sobre la ingeniería genética, la Sociobiología y el mundo feliz*, Barcelona: Anthropos, 1987.
—1990: *Tecnología y futuro humano*, Barcelona: Anthopos, 1990.
—2002: *La mente de los violentos*, Barcelona: Ariel.
SAPP, J. 2003: *Genesis. The Evolution of Biology*, Oxford: Oxford University Press.
SARKAR, S. 1998: *Genetics and Reductionism*, Cambridge: Cambridge University Press.
SARKAR, S. y A. PLUTYNSKI (eds.) 2008: *A Companion to the Philosophy of Biology*, Maiden, MA: Blackwell.
SAUNDERS, P. T. y M. W. HO 1976: «On the Increase of Complexity in Evolution», *Journal of Theoretical Biology*, 63: 375-384.
SAYRE, A. 1997: *Rosalind Franklin y el ADN*, Madrid: Horas y horas la editorial.
SCHAFFNER, K. 1969: «The Watson-Crick Model and

Reductionism», *British Journal for the Philosophy of Science*, 20: 325-348.
—1993: *Discovery and Explanation in Biology and Medicine*, Chicago: Chicago University Press.
SCHNEIDER, E. D. y D. SAGAN 2008: *La termodinámica de la vida*, Barcelona: Tusquets.
SCHRÖDINGER, E. 1944/1986: *¿Qué es la vida?*, Barcelona: Orbis.
SCHOPF, J. W. 2000: *La cuna de la vida*, Barcelona: Crítica.
SCHUERGER, A. C. y B. C. CLARK 2007: «Viking Biology Experiments: Lessons Learned and the Role of Ecology in Future Mars Life-Detection Experiments», *Space Sci. Rev.*, doi10.1007/ s 11 214-007-9194-2.
SEAGER, W. 2000: «Supervenience and Determination», en W. H. Newton-Smith (ed.), *A Companion to the Philosophy of Science*, Oxford: Blackwell: 480-482.
SEARLE, J. 1985: *Mentes, cerebros y ciencia*, Madrid: Cátedra.
SEGERSTRÅLE, U. 2001: *Defenders of the Truth. The Sociobiology Debate*, Oxford: Oxford University Press.
SEPKOSKI, D. 2008: «Stephen Jay Gould, Darwinian Iconoclast?», en O. Harman y M. R. Dietrich (eds.), *Rebels, Mavericks, and Heretics in Modern Biology*, New Haven: Yale University Press, pp. 321-337.
SEQUEIROS, L. 2009: *El diseño chapucero: Darwin, la biología y Dios*, Madrid: Ediciones Khaf.
SHANAHAN, T. 1996: «Realism and Antirealism in Evolutionary Biology», en R. S. Cohen, R. Hilpinen y Q. Renzong (eds.), *Realism and Anti-Realism in the Philosophy of Science*, Dordrecht: Kluwer: 449-466.
—1997: «Pluralism, Antirrealism, and the Units of Selection», *Acta Biotheoretica*, 45: 117-126.
—2004: *The Evolution of Darwinism. Selection, Adaptation, and Progress in Evolutionary Biology*, Cambridge: Cambridge University Press.
—2007: «Why Don't Zebras Have Machine Guns? Adaptation, Selection and Constraints in evolutionary Theory», *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*,

39: 135-146.
SHAPIRO, R. 2000: «A Replicator Was Not Involved in the Origin of Life», IUBMB Life, 49: 173–176.
SHORT, T. L. 2002: «Darwin's Concept of Final Cause: Neither New nor Trivial», *Biology and Philosophy*, 17: 323-340.
SILBERSTEIN, M. 2002: «Reduction, Emergence and Explanation», en Machamer y M. Silberstein (eds.) *The Blackwell Guide to the Philosophy of Science*, Oxford: Blackwell: 80-107.
SIMPSON, G. G. 1949: *The Meaning of Evolution: A Study of the History of Life a Its Significance for Man*, New Haven: Yale University Press.
—1951: «The Species Concept», *Evolution* 5: 285-298.
—1961: *The Principles of Animal Taxonomy*, New York: Columbia University Press.
SINGER, P. 2000: *Una izquierda darwiniana. Política, evolución y cooperación*, Barcelona: Crítica.
SINGH, D. y S. LUIS 1995: "Ethnic and gender consensus for the effect of wais to hip ratio on judgments of women's attractiveness", *Human Nature*, 6: 51-65.
SKELTON, P. (ed.) 1996: *Evolution. A Biological and Paleontological Approach*. Harlow: Addison-Wesley.
SMART, J. J. C. 1963: *Philosophy and Scientific Realism*, London: Routledge and Kegan Paul.
—1975: *Entre ciencia y filosofía*, Madrid: Tecnos.
SOBER, E. 1984/1993: *The Nature of Selection*, Chicago: The University of Chicago Press.
—1994: *From a Biological Point of View*, Cambridge: Cambridge University Press.
—1996a: *Filosofía de la biología*, Madrid: Alianza. (Edición original: *Philosophy of Biology*, Boulder, Colorado: Westview Press, 1993).
—1996b: «Learning from Functionalism —Prospects for Strong Artificial Life», en M. Boden (ed.) 1996: 361-378.
—1997a: «Is the Mind an Adaptation for Coping with Environmental Complexity?», *Biology and Philosophy*, 12: 539-550.

—1997b: «Two Outbreaks of Lawlessness in Recent Philosophy of Biology», *Philosophy of Science*, 64 (proceedings): 458-467.
—2008: *Evidence and Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.
—2010: «Natural Selection, Causality, and Laws: What Fodor and Piattelli-Palmarini Got Wrong», *Philosophy of Science*, 77, pp. 594-607.
SOBER, E. (ed.) 1994: *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, Cambridge, MA: The MIT Press, (2.a ed.).
SOBER, E. y R. LEWONTIN 1982: «Artefact, Cause, and Genic Selection», *Philosophy of Science*, 49: 157-180. (Reimpreso en R. Boyd, Ph. Gasper y J. D. Trout [eds.], *The Phylosophy of Science*, Cambridge, MA: The MIT Press, 1992: 571-588.
SOBER, E. y D. S. WILSON 1994: «A Critical Review of Philosophical Work on the Units of Selection Problem», Philosophy of Science, 61: 534-555. (Reimpreso en D. L. Hull y M. Ruse [eds.] 1998:198-220).
—1998: *Unto Others. The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Cambridge, MA: Harvard University Press. (Traducción al castellano: *El comportamiento altruista*, Madrid: Siglo XXI, 2000).
SOKAL, R. y T. CROVELLO 1970: «The Biological Species Concept —A Critical Evaluation», *American Naturalist*, 104: 127-153. (Reimpreso en M. Ereshefsky [ed.] 1992).
SPELKE, E. 1994: «Initial Knowledge: Six Suggestions», *Cognition*, 50: 431-447.
—1998: «Nativism, Empiricism, and the Origins of Knowledge», *Infant Behavior and Development*, 21 (2): 181-200.
SPELKE, E., G. KATS, S. E. PURCELL, S. M. EHRLICH y K. BRAINLINGER 1994: «Early Knowledge of Object Motion: Continuity and Inertia», *Cognition*, 51: 131-176.
SPELKE, E., PHILLIPS, A. y A. WOODWARD 1996: «Infants's Knowledge of Object Motion and Human Action», en D. Sperber, D. Premack y A. J. Premack (eds.), *Causal Cognition. A Multidisciplinary Debate*, Oxford: Clarendon Press: 44-78.
STAMOS, D. N. 1996: «Popper, Falsifiability, and Evolutionary

Biology», *Biology and Philosophy*, 11: 161-191.
—2002: «Species, Languages, and the Horizontal/Vertical Distinction», *Biology and Philosophy*, 17: 171-198.
—2003: *The Species Concept: Biological Species, Ontology and the Metaphysics of Biology*, Lanham: Lexington.
—2008: *Evolución. Los grandes temas: sexo, raza, feminismo, religión y otras cuestiones*, Barcelona: Biblioteca Buridán.
STANFORD, P. K. 1995: «For Pluralism and Against Realism about Species», *Philosophy of Science*, 62: 70-91.
—(2001), «The Units of Selection and the Causal Structure of the World», *Erkenntnis*, 54: 215-233.
STANLEY, S. 1975: «A Theory of Evolution above the Species Level», *Proceedings of the National Academy of the Sciences*, 72: 646-650.
STARRATT, V. G. y T. K. SHACKELFORD 2010: «The Basic Components of the Human Mind Were Solidified During the Pleistocene Epoch», en F. Ayala y R. Arp (eds.) 2010: 231-242.
STEBBINS, G. L. 1989: *The Basis of Progressive Evolution*, Chapel Hill: North Carolina University Press.
STEBBINS, G. L. y F. J. AYALA 1981: «Is a New Evolutionary Synthesis Necessary?», *Science*, vol. 213, n.º 4511: 967-971.
STEEN, W. J. van der 2000: «Methodological Problems in Evolutionary Biology. XIII. Evolution and Knowledge», *Acta Biotheoretica*, 48: 73-84.
STEPHENS, CH. 2004: «Selection, Drift, and the "Forces" of Evolution», *Philosophy of Science*, 71: 550-570.
STERELNY, K. 1995: «Understanding Life: Recent Work in Philosophy ot biology», *British Journal for the Philosophy of Science*, 46: 155-183.
—2001: *Dawkins vs. Gould*, Duxford: Icon Books.
—2003a: Thought in a Hostile World. The Evolution of Human Cognition, Maiden, MA: Blacwell.
—2003b: "Last Will and Testament: Stephen Jay
Gould's
The Structure of Evolutionary Theory", *Philosophy of Science*, 70: 255-263.
STERELNY, K. y P. E. GRIFFITHS 1999: *Sex and Death. An*

Introduction to Philosophy of Biology, Chicago: The University of Chicago Press.
STERELNY, K. y Ph. KITCHER 1988: «The Return of the Gene», *Journal of Philosophy*, 85: 339-361. (Reimpreso en D. Hull y M. Ruse [eds.] 1998, y en Ph. Kitcher 2003).
STEWART, I. & J. COHEN 1997: *Figments of Reality. The Evolution of the Curious Mind*, Cambridge: Cambridge University Press.
STEWARD-WILLIAMS, S. 2005: «Innate Ideas as a Naturalistic Source of Metaphysical Knowledge», *Biology and Philosophy*, 20: 791-814.
STOTZ, K., P. E. GRIFFITHS y R: KNIGHT 2004: «How Biologists Conceptualize Genes: An Empirical Study», *Studies in History and Philosophy of Biology and Biomedical Sciences*, 35: 647-673.
SULSTON, J. y G. FERRY 2003: *El hilo común de la humanidad. Una historia sobre la ciencia, la política, la ética y el genoma humano*, Madrid: Siglo XXI.
SULLOWAY, F. J. 1982a: «Darwin and His Finches: The Evolution of a Legend», *Journal of the History of Biology*, vol. 15, n.º 1, pp. 1-52.
—1982b: «Darwin's Conversion», *Journal of the History of Biology*, vol. 15, n.º 3, pp. 325-396.
—1987: «Darwin and the Galápagos: Three Myths», *Oceanus*, vol. 30, n.º 2, pp. 79-85.
—2005: «The Evolution of Charles Darwin», *Smithsonian Magazine*, diciembre.
TEMPLADO, J. 1974: *Historia de las teorías evolucionistas*, Madrid: Alhambra.
THAGARD, P. 1988: *Computational Philosophy of Science*, Cambridge, Mass.: The MIT Press.
THORNHILL, R. y N. THORNHILL 1987: «Human Rape: The Strengths of the Evolutionary Perspective», en C. Crawford, M. Smith y D. Krebs (eds.), *Sociobiology and Psychology*, Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates: 269-292.
THORNHILL, R. y C. T. PALMER 2000: *A Natural History of Rape: Biological Bases of Sexual Coercion*, Cambridge, MA: MIT

Press.
TOOBY, J. y L. COSMIDES 1992: «The Psychological Foundations of Culture», en J. Barkow, L. Cosmides y J. Tooby (eds.) 1992: 19-136.
TOMASELLO, M. 1999: *The Cultural Origins of Human Cognition*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
TORT, P. 2001: *Para leer a Darwin*, Madrid: Alianza.
TRIVERS, R. L. 1971: «The Evolution of Reciprocal Altruism», *Quarterly Review of Biology*, 46: 35-57.
—1972: «Parental Investment and Sexual Selection», en B. G. Campbell (ed.) *Sexual Selection and the Descendent of Man, 1871-1971*, Chicago, IL: Aldine: 136-179.
UMEREZ, J. 2009: «Consideraciones acerca de la cambiante influencia de la teoría de la evolución en las Humanidades y un diagnóstico de la situación actual». En H. Dopazo & A. Navarro [SESBE] (eds.) *Evolución y Adaptación: 150 años después del Origen de las Especies*, Valencia: Obrapropia, pp. 497-505.
—2010: «Artificial Life: Prospects of a Synthetic Biology», en A. Loula & J. Queiroz (eds.) *Advances in Modeling Adaptive and Cognitive Systems*, Feira de Santana, BA: State University of Feira de Santana: 4-16.
URSÚA, N. 1993: *Cerebro y conocimiento: Un enfoque evolucionista*, Barcelona: Anthropos.
VALLEJO, F. 2002: *La tautología darwinista*, Madrid: Taurus.
VAN DER STEEN, W. J. y H. KAMMINGA 1991: «Laws and Natural History in Biology», *Brit. J. Phil. Sci.*, 42: 445-467.
VAN FRAASSEN, B. 1989: *Laws and Symmetry*, Oxford: Clarendon Press.
VAN PARIJS, P. 1987: «The Evolutionary Explanation of Beliefs», en W. Callebaut y R. Pinxten (eds.), *Evolutionary Epistemology. A Multiparadigm Program*, Dordrecht: Reidel: 381-401.
VAN VALEN, L. 1976: «Ecological Species, Multispecies, and Oaks», *Taxon*, 25: 233-239. (Reimpreso en Ereshefsky [ed.] 1992: 69-77).
VARELA, F. J. 1990: *Conocer*, Barcelona: Gedisa.
—1997: «Patterns of Life: Intertwining Identity and Cognition»,

Brain and Cognition, 34: 72-87.
VILLARREAL, L. P. 2005: «¿Tienen vida los virus?», *Investigación y ciencia*, 341: 55-59.
VOLLMER, G. 1984: «Mesocosm and Objective Knowledge. On Problems Solved by Evolutionary Epistemology», en F. M. Wuketits (ed.): 69-121.
—1987: «What Evolutionary Epistemology Is Not», en W. Callebaut y R. Pinxten (eds.): 203-221.
—2005: *Teoría evolucionista del conocimiento*, Granada: Comares.
VRBA, E. 1984: «What is Species Selection?», *Systematic Zoology*, 33, 318-28.
WALSH, D. 2008: «Teleology», en M. Ruse (ed.): 113-137.
WALSH, D. M. 2000: «Chasing Shadows: Natural Selection and Adaptation», *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 31 (1): 135-153.
WANG, D. 2005: «"Molecular Gene": Interpretation in the Right Context», *Biology and Philosophy*, 20: 453-464.
WOESE, C. R. 1967: *The Genetic Code*, New York: Harper & Row.
WATERS, C. K. 1986: «Natural Selection without Survival of the Fittest», *Biology and Philosophy*, 1: 207-225.
—1990: «Why the Antireductionist Consensus Won't Survive the Case of Classical Mendelian Genetics», *PSA 1990*, vol. 1: 125-139. (Reimpreso en Sober (ed.) 1994: 401-417).
—1994: «Genes Made Molecular», *Philosophy of Science*, 61: 163-185.
—1998: «Causal Regularities in the Biological World of Contingent Distributions», *Biology and Philosophy*, 13: 5-36.
—2005: «Why Genie and Multilevel Selection Theories Are Here to Stay», *Philosophy of Science*, 72: 311-333.
—2008: «Beyond Theoretical Reduction and Layer-Cake Antireduction: How DNA Retooled Genetics and Transformed Biological Practice», en M. Ruse (ed.): 238-262.
WATKINS, J. 1995: «Popper and Darwinism», en A. O'Hear (ed.), *Karl Popper: Philosophy and Problems*, New York: Cambridge University Press: 191-206.
—1999: *Human Freedom after Darwin*, Chicago: Open Court.
WATSON, J. D. 1999: *The Double Helix*, London: Penguin Books.

(Diversas ediciones en español).
WEBER, M. 1999: «The Aim and Structure of Ecological Theory», *Philosophy of Science*, 66: 71-93.
—2001: «Determinism, Realism, and Probability in Evolutionary Theory», *Philosophy of Science*, 68: S213-S224.
—2002: «Inconmensurability and Theory Comparison in Experimental Biology», *Biology and Philosophy*, vol. 17, n.º 2:155-169.
—2005: *Philosophy of Experimental Biology*, Cambridge: Cambridge University Press.
WEBSTER, S. 2003: *Thinking About Biology*, Cambridge: Cambridge University Press.
WEST-EBERHARD, M. J. 1998: «Adaptation: Current Usages», en D. L. Hull y M. Ruse (eds.), *The Philosophy of Biology*, Oxford: Oxford University Press: 8-14.
WILEY, E. 1992: «The Evolutionary Species Concept Reconsidered», en M. Ereshefsky (ed.) 1992: 79-92.
WILKINS, J. S. 2003: «How to be a Chaste Species Pluralist-realist: The Origins of Species Modes and the Synapomorphic Species Concept», *Biology and Philosophy*, 18: 621-638.
WILLIAMS, G. C. 1966: *Adaptation and Natural Selection*, Princeton: Princeton University Press.
—1992: *Natural Selection. Domains, Levels, and Challenges*, Oxford: Oxford University Press.
WILLIAMS, M. 1973: «Falsifiable Predictions of Evolutionary Theory», *Philosophy of Science*, 40: 518-537.
WILSON, D. S. y E. SOBER 1994: «Re-introducing Group Selection to the Human Behavioral Sciences», *Behavioral and Brain Sciences*, 17: 585-654.
WILSON, D. S. y E. O. WILSON 2007: «Rethinking the Theoretical Foundation of Sociobiology», *The Quarterly Review of Biology*, vol. 82, n.º 4: 327-348.
WILSON, E. O. 1999: *Consilience. La unidad del conocimiento*, Barcelona: Galaxia Gutenberg.
—1995: *On Human Nature*, London: Penguin Books. (Traducción al castellano: *Sobre la naturaleza humana*, México: FCE, 1991).
—2000: *Sociobiology: The New Synthesis*, Cambridge, MA:

Harvard University Press. (Traducción al castellano: *Sociobiología. La nueva síntesis*, Barcelona: Ediciones Omega, 1980).

—2006: *La creación. Salvemos la vida en la Tierra*, Buenos Aires: Katz.

WILSON, J. 1999: *Biological Individuality. The Identity and Persistence of Living Entities*, Cambridge: Cambridge University Press.

WILSON, R. A. 1999a: «Realism, Essence, and Kind: Resucitating Species Essentialism?», en R. A. Wilson (ed.) 1999b: 187-207.

—(ed.) 1999b: *Species. New Interdisciplinary Essays*, Cambridge, MA: The MIT Press.

WIMSATT, W. C. 1972: «Teleology and the Logical Structure of Function Statements», *Studies in the History and Philosophy of Science*, 3: 1-80.

—1981: «The Units of Selection and the Structure of the Multi-Level Genome», en P. Asquisth y R. Giere (eds.), PSA 1980, East Lansing, Mich.: Philosophy of Science Association: 122-183.

WOODWARD, J. 2001: «Law and Explanation in Biology: Invariance is the Kind of Stability That Matters», *Philosophy of Science*, 68, 1-20.

—2002: «There is no Such Thing as a *Ceteris Paribus* Law», *Erkenntnis*, 57: 303-328.

WOUTERS, A. G. 2003: «Four Notions of Biological Function», *Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed. Sci.*, 34: 633-668.

WRIGHT, G. H. von, 1979: *Explicación y comprensión*, Madrid: Alianza.

WRIGHT, L. 1973: «Functions», *Philosophical Review*, 82: 139-168. (Reimpreso en M. Grene y E. Mendelsohn (eds.) 1976: 213-242 (con un añadido final), y en E. Sober (ed.) 1994: 27-47).

—1976: *Teleological Explanation*, Berkeley: University of California Press.

WUKETITS, F. M. 1984: «Evolutionary Epistemology. A Challenge to Science and Philosophy», en F. M. Wuketits (ed.): 1-33.

—1990: *Evolutionary Epistemology and Its Implications for Humankind*, Albany, NY: SUNY Press.

—(ed.) 1984 *Concepts and Approaches in Evolutionary*

Epistemology, Dordrecht: Reidel.
WYNNE-EDWARDS, V. C. 1962: *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*, Edinburgh: Oliver and Boyd.
—1986: *Evolution Trough Group Selection*, Oxford: Blackwell.
YUDELL, M. y R. DESALLE 2000: «Essay Review: Sociobiology: Twenty-Five Years Later», *Journal of the History of Biology*, 33: 577-584.

Glosario

Ácidos nucleicos: Se llaman así por haber sido descubiertos en el núcleo de las células eucariotas, aunque también existen en las células procariotas, que carecen de núcleo. Son el ácido ribonucleico (ARN) y el ácido desoxirribonucleico (ADN). Forman el material genético de los organismos. En la mayoría de los casos (con la excepción de algunos virus), la información genética está codificada en el ADN, en secuencias llamadas «genes». El ADN es una molécula lineal formada por dos hebras enrolladas entre sí con una estructura en doble hélice. Durante el proceso de replicación estas dos hebras se escinden y cada una construye su hebra complementaria a partir de materiales del medio. La información genética contenida en ella es transcrita en forma de ARN mensajero, el cual, a su vez, en los ribosomas, que son unos orgánulos celulares, es traducido a proteínas con la ayuda del ARN de transferencia. Las unidades que conforman los ácidos nucleicos se denominan nucleótidos (están formados por una base nitrogenada, un azúcar y un grupo fosfato). En 1944 Oswald Avery, Colin MacLeod y Maclyn McCarthy establecieron que el ADN era la sustancia transmisora de la herencia. La estructura molecular en doble hélice del ADN fue establecida por James Watson y Francis Crick en 1953.

Adaptación: Proceso de encaje del organismo en su ambiente causado por la selección natural (ver). Rasgo que un organismo posee y que favorece su supervivencia y su éxito reproductivo en un ambiente dado. La selección natural tiende a fijar en las poblaciones los rasgos adaptativos debido precisamente a la función que cumplen. Las adaptaciones son, por tanto, rasgos que se extienden en una población debido a que la función que desempeñan en el

organismo supone para éste una ventaja selectiva en un determinado entorno. La forma final que toman las adaptaciones es el resultado de las modificaciones acumuladas durante todo el proceso selectivo, de modo que, a lo largo de él, los rasgos adaptativos van mejorando el desempeño de su función. Suele oponerse a «exaptación» (ver). Algunos autores prefieren llamar «rasgo adaptativo» al que cumple en el momento presente una determinada función y reservan el término «adaptación» exclusivamente para aquellos rasgos adaptativos que han sido el producto de un proceso de selección natural. Según esta caracterización, decir que un rasgo es una adaptación no es decir algo sobre su utilidad actual, sino sobre su historia. Un rasgo es una adaptación para una tarea si ha sido modificado durante su historia evolutiva para realizar dicha tarea porque eso ha aumentado la eficacia biológica de los organismos poseedores de ese rasgo. De este modo, no todo rasgo adaptativo es una adaptación. Una exaptación sería adaptativa pero no sería una adaptación, y lo mismo podría decirse de un rasgo de reciente aparición que proporciona al organismo un beneficio fortuito pero el cual no ha sido aún fijado por selección natural. Ese mismo rasgo, en cambio, si se mantiene por selección natural en las siguientes generaciones, podría ser ya considerado una adaptación. Por otro lado, habría adaptaciones, como el apéndice en el intestino humano, que ya no serían rasgos adaptativos. Un defensor de este uso del término, Elliott Sober, escribe lo siguiente: «Adaptación es un concepto histórico. Llamar "adaptación" a una característica es decir algo sobre su origen. Es ésta la razón de que las adaptaciones se distingan de los beneficios fortuitos» (Sober 1984, p. 199). La definición que este mismo autor da de adaptación dice así: «A es una adaptación para la tarea T en la población P si y sólo si A ha llegado a prevalecer en P debido a que hubo una selección por A, en la que la ventaja selectiva de A fue debida al hecho de que A ayudaba a realizar la tarea T» (Sober 1984, p. 208).

Adaptacionismo: Tesis según la cual la mayoría de los rasgos

fenotípicos en la mayoría de las poblaciones pueden ser explicados por un modelo en el que se describa la selección y se ignoren los procesos no selectivos. Regla metodológica que propone elaborar hipótesis adaptativas para explicar un rasgo, siempre que sea posible. (Ver también «paradigma panglossiano»).

ADN: (Ver «ácidos nucléicos»).

Alelo: Cada una de las formas alternativas que puede adoptar un gen en un locus determinado. Para cada *locus* puede haber en una población una diversidad de alelos.

Alometría: Crecimiento proporcional de una parte del organismo con respecto a la totalidad de su cuerpo.

Altruismo: Realización de conductas que disminuyen la eficacia biológica del organismo que las realiza y aumentan la eficacia biológica de otro individuo.

Aminoácido: Cada una de las subunidades básicas de las proteínas. Son ácidos con un grupo amino (NH_2).

Anagénesis: Evolución lineal de una especie en otra, dentro de un mismo linaje, sin diversificación en varias especies distintas. (Ver «cladogénesis»).

Aptitud: Capacidad de un organismo para sobrevivir competitivamente en su medio ambiente. (Ver «eficacia biológica»).

ARN: (Ver «ácidos nucléicos»).

ATP: Abreviatura de adenosín trifosfato o trifosfato de adenosina. Es una molécula fundamental en el metabolismo, ya que los dos enlaces fosfoanhídrido de su grupo trifosfato almacenan una gran cantidad de energía, lo que le permite funcionar como moneda de intercambio energético. Los procesos que tienen lugar en el catabolismo (ver «metabolismo») tienen como objetivo producir ATP, cuya energía será utilizada de forma inmediata en una serie de reacciones en los procesos del anabolismo (ver «metabolismo») para producir las

moléculas que el cuerpo necesita, o para transportarlas a través de la membrana celular, o para el movimiento celular y muscular.

Autopoiesis: Literalmente significa «autofabricación» o «autoproducción». Según los biólogos chilenos Humberto Maturana y Francisco Varela, es la característica definitoria de los seres vivos.

Autosoma: Cromosoma no sexual.

Catalizador: Sustancia que acelera una reacción química, sin formar parte de su producto final ni alterarse durante el proceso.

Catastrofismo: Teoría defendida Georges Cuvier (1769-1832) y por Louis Agassiz según la cual a lo largo de la historia de nuestro planeta se han sucedido diversas catástrofes globales que explican la extinción de las especies. (Ver «uniformismo»).

Ciclo metabólico: Cadena de reacciones químicas que constituyen la base del metabolismo en los seres vivos y que se caracterizan porque uno de sus productos es una de las sustancias con las que comienza la reacción.

Cigoto (o **Zigoto**): Óvulo fertilizado.

Cistrón: Serie de codones que codifican un polipéptido completo. De un modo más preciso se dice que es una secuencia de ADN en la que dos mutaciones en *trans* (mutación en ambas copias) no se complementan, lo cual significa que afectan a la misma función. Habitualmente se considera, por tanto, que gen y cistrón son términos sinónimos, al menos en lo que se refiere a los aspectos funcionales.

Clado: Grupo o taxón monofilético (ver).

Cladogénesis: Evolución ramificada, es decir, evolución de una especie que da lugar a varias especies derivadas de ella. (Ver «anagénesis»).

Clon: Descendiente de un único individuo por reproducción asexual. Molécula de ADN idéntica a otra.

Código genético: Relación de los distintos codones (ver) que dan lugar a cada uno de los 20 aminoácidos existentes en los seres vivos.

Codón: Grupo de tres nucleótidos consecutivos (triplete) de ADN o de ARN mensajero que se traducen en un aminoácido determinado durante el proceso de síntesis de proteínas.

Constricciones: Características de los organismos que condicionan la acción de la selección natural o impiden que ésta pueda producir ciertos desarrollos evolutivos. Las constricciones producen sesgos en la variabilidad fenotípica de los organismos, aunque para los partidarios de

evo-devo

son también una fuente de innovación evolutiva, como en el caso de las homologías. Suelen señalarse tres tipos principales: las filogenéticas o históricas, las construccionales o arquitectónicas y las del desarrollo u ontogenéticas. Las primeras serían debidas a la historia evolutiva de los organismos. Constricciones de este tipo habrían impedido, por ejemplo, que los vertebrados tuvieran ojos con mejor diseño en lo que se refiere a la dirección de las terminaciones nerviosas de las células fotosensibles. También serían las responsables de que las aletas de las ballenas, las alas de los murciélagos y las manos de los primates presenten la misma estructura ósea. Las segundas serían debidas a las propiedades fisicoquímicas de los materiales de los que están compuestos los organismos. Son las que impiden, por ejemplo, que existan cebras o gacelas con patas mucho más largas para ser más veloces. Finalmente, las del tercer tipo son las limitaciones en el desarrollo producidas por los mecanismos embriológicos y por las consecuencias muy perjudiciales que pueden tener los cambios en dichos mecanismos.

Cromosoma: En los eucariotas, una larguísima y única cadena de ADN empaquetada en torno a proteínas estructurales y

ubicada dentro del núcleo. A lo largo de esta cadena se disponen muchos genes.

Demos: Población local de organismos pertenecientes a una misma especie que se cruzan entre ellos y mantienen entre sí una estrecha relación.

Deriva genética: Cambios aleatorios a través de las generaciones sucesivas en las frecuencias de los genes de una población. Pueden deberse a factores diversos, como el efecto fundador (o cuello de botella), la migración, la tasa de mutación, el emparejamiento aleatorio de los individuos, etc.

Diploide: Organismo cuyas células contienen pares de cromosomas homólogos. En general, cualquier célula que tenga estas características. Cuando la célula sólo contiene una copia de cada cromosoma, se dice que es haploide.

Dogma central de la biología molecular: Principio según el cual la información fluye del ADN al ARN y de éste a las proteínas, pero no a la inversa. En la actualidad se sabe que algunos virus (retrovirus) revierten el flujo de información desde el ARN al ADN.

Eficacia biológica (*fitness*): Número promedio de descendientes fértiles que deja en la siguiente generación un individuo con un genotipo determinado en comparación con los que dejan individuos con otros genotipos. Propensión de un organismo o genotipo a tener más éxito reproductivo.

Entropía: Ver «termodinámica».

Enzimas: Proteínas que actúan como catalizadores en las reacciones químicas que se dan en los seres vivos. La mayor parte de ellas utilizan otras sustancias, llamadas cofactores, para realizar la catálisis.

Epigenético: Aspecto del desarrollo de un organismo que no está programado genéticamente, sino que se debe a factores contextuales y a variaciones en el proceso de regulación de la expresión génica. Se denomina «herencia epigenética» a la que se produce sin intervención de los genes, por ejemplo,

los cambios adquiridos en los patrones de metilación del ADN, la herencia de la maquinaria celular del óvulo (incluyendo las mitocondrias) por parte del cigoto, o la transmisión de parásitos de madre a hijo. La herencia epigenética no implica una refutación del dogma central de la biología molecular (ver), puesto que no se trata de una información que pase directamente del fenotipo al genotipo. Para algunos, lo que se hereda de este modo es un potencial epigenético, pero no los procesos epigenéticos actuales.

Epistemología evolucionista: Aquella rama del naturalismo epistemológico que considera que la ciencia empírica más relevante para alcanzar consecuencias sobre el origen y función de nuestras capacidades cognitivas es la biología evolucionista (en conjunción, cuando sea oportuno, con otras ciencias, como la psicología, la neurofisiología, la lingüística, la antropología, etc.). Parte del supuesto de que las capacidades cognitivas de los seres vivos son el resultado de la evolución por selección natural y que, por tanto, sus posibilidades y límites pueden ser investigados empíricamente a partir de los datos proporcionados por las disciplinas biológicas relacionadas con la evolución.

Equilibrio interrumpido o **puntuado**: Teoría opuesta al gradualismo filético (ver) propugnada por Stephen Jay Gould y Niels Eldredge. Según dicha teoría, las especies biológicas apenas cambian evolutivamente durante la mayor parte de su existencia, permaneciendo por tanto en largos periodos de «estasis» o invariabilidad. El cambio evolutivo se concentra en los periodos relativamente breves de especiación, en los que una especie da lugar a otra especie nueva. El cambio adaptativo parece, pues, estar limitado a lugares muy concretos y a poblaciones pequeñas. En otras palabras, el cambio morfológico se da fundamentalmente en los momentos la especiación y ésta afecta sólo a poblaciones pequeñas y aisladas, permaneciendo el resto estables. Esto explicaría la escasez de formas intermedias en el registro fósil.

Especiación: Proceso por el que se origina una nueva especie a

partir de otra.

Especiación alopátrica o **geográfica**: Proceso de transformación en una nueva especie de una parte de una población que ha quedado aislada geográficamente del resto de la población de origen. Cuando la población queda aislada no por una barrera geográfica, sino por ser una población de pequeño tamaño situada en la periferia, la especiación se denomina «peripátrica».

Especiación simpátrica o **ecológica**: División de una especie en dos especies distintas sin dejar de compartir la misma área geográfica.

Especiación parapátrica: División de una especie en dos especies distintas compartiendo una zona híbrida o de contacto.

Eucariota: Célula con núcleo rodeado por una membrana. Su ADN está estructurado en cromosomas. Organismo cuyas células tienen núcleo, a saber, hongos, plantas y animales.

Evolución: Cambio en las frecuencias génicas de una población. Cambio en los fenotipos de los organismos a lo largo de las diferentes generaciones.

Exaptación: Gould y Vrba (1982) definen una exaptación como un rasgo que ha evolucionado en realidad para otros usos distintos de los que desempeña actualmente —o que no tenía con anterioridad ningún uso, sino que había surgido como un subproducto evolutivo (lo que Lewontin y Gould llaman «pechina» (*spandrell*)— y que ha sido «cooptado» o aprovechado para su uso actual. En tal sentido una exaptación se opone a una adaptación, que es un rasgo que ha evolucionado por selección natural para desempeñar la función que realiza actualmente debido a que ello aumenta la eficacia biológica del organismo. Cuando una exaptación fue previamente seleccionada para un uso distinto del actual, se la denomina también «preadaptación», pero este término está en desuso. Ejemplos de exaptaciones serían las suturas craneales en relación con el parto en los mamíferos (parecen

una adaptación para facilitar el parto, pero no lo son, ya que también se dan en reptiles y aves); las plumas y alas en las aves en relación con el vuelo (surgieron con otra función, probablemente de regulación térmica); las alas de los insectos (surgieron probablemente como adaptación para navegar sobre el agua); el aparato fonador humano en relación con el lenguaje (surgió para funciones respiratorias y de alimentación); las aletas de las tortugas marinas en relación con la excavación de hoyos en la arena; los huesos del oído en los mamíferos en relación con la audición.

Exón: En los eucariotas no toda la secuencia de nucleótidos de un gen tiene una función codificadora. Un exón es una secuencia concreta de ADN que sí se traduce para formar un polipéptido (ver), frente a los intrones (ver) que no se traducen, al ser eliminados del ARN mensajero maduro.

Expresión génica: Proceso de síntesis de proteínas a partir de un gen.

Falsable: Refutable a partir de la experiencia. El filósofo vienés Karl R. Popper estableció la falsabilidad como criterio de demarcación entre la ciencia y lo que no es ciencia. Según Popper, una teoría es científica si y sólo si es falsable, es decir, si alguna experiencia posible puede entrar en conflicto con ella.

Filogenia: Relaciones evolutivas entre los diferentes grupos de organismos.

Fenotipo: Características físicas y conductuales observables de los seres vivos. Son el resultado de la acción conjunta del genotipo y el ambiente.

Gametos: Células sexuales o germinales de un organismo.

Gen: Unidad de la herencia mendeliana. Fragmento de ADN o (en algunos virus) de ARN que codifica para uno o varios polipéptidos (genes estructurales). Fragmento de ADN que regula la expresión de otros genes (genes reguladores).

Genética de poblaciones: Disciplina que estudia la alteración

de la composición genética de las poblaciones a lo largo del tiempo.

Genética mendeliana o **clásica**: Parte de la genética que se basa en el desarrollo y aplicación de las leyes de Mendel (ver). Se centra sobre todo en el estudio de la transmisión hereditaria de caracteres fenotípicos. Las diferencias en el fenotipo son atribuidas a diferencias en los genes. La genética mendeliana clásica fue desarrollada a principios del siglo XX por el genetista Thomas Hunt Morgan.

Genética molecular: Disciplina que estudia los genes desde un punto de vista molecular, especialmente su estructura, su expresión, sus mecanismos de regulación, sus transformaciones y sus interacciones.

Genoma: Conjunto total de genes de un organismo.

Genotipo: Constitución genética de un organismo en comparación con su fenotipo. En sentido más específico, conjunto de alelos que un organismo tiene en una determinada región del ADN.

Gradualismo filético: Doctrina según la cual la evolución se produce siempre de forma gradual y sin grandes variaciones temporales.

Haploide: (Ver «diploide»).

Heterocigoto: Organismo dipliode con dos alelos diferentes de un determinado gen.

Heterocigosis: Posesión de dos alelos diferentes de un determinado gen. (Ver «homocigosis»).

Heterosis: Superioridad en eficacia biológica del heterocigoto sobre los homocigotos.

Homeostasis: Mantenimiento de un ambiente interno constante a pesar de los cambios en el entorno.

Homocigosis: Posesión de dos alelos idénticos en un determinado gen. (Ver «heterocigosis»).

Homologías: Caracteres que comparten una misma estructura debido a su origen evolutivo común aunque cumplen diferentes funciones, por ejemplo, las extremidades de los tetrápodos (mamíferos, aves, reptiles y anfibios). Se oponen a las analogías, que son caracteres que cumplen la misma función aunque tienen un origen evolutivo distinto, por ejemplo, las alas de los insectos y las alas de las aves.

Intrón: En los eucariotas, secuencia de ADN que no codifica para un polipéptido y que es eliminada después de su transcripción en ARN, para dar lugar así al ARN mensajero maduro. (Ver «exón»).

Lamarckismo: Teoría evolutiva propuesta por Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) y que se basa en la herencia de los caracteres adquiridos y en la idea de que la función crea el órgano. El mecanismo central de la evolución es la transmisión a la descendencia de ciertos rasgos adquiridos por los individuos a lo largo de su vida. El uso continuado de un órgano hace que éste se fortalezca y se modifique gradualmente para cumplir mejor su función, mientras que su falta de uso hace que se debilite hasta poder llegar a desaparecer. Los descendientes heredan el mayor o menor grado de desarrollo que el rasgo en cuestión ha alcanzado en sus progenitores. La teoría de Lamarck es un evolucionismo vertical, ya que, si bien admite el cambio constante en el tiempo de las diferentes líneas evolutivas, no cree que todas las especies tengan un origen común. Es decir, no cree en la evolución ramificada o cladogénesis. Nuevas especies se originan constantemente por generación espontánea a partir de la materia inanimada, iniciándose así una nueva línea evolutiva.

Leyes de Mendel: Principios de la herencia establecidos por Gregor Mendel a partir de experimentos realizados en la década de 1860. La primera afirma que los rasgos observables de los organismos son determinados conjuntamente por dos «partículas» o «factores» (posteriormente fueron llamados «genes»), cada uno de los cuales se hereda de un progenitor, puesto que cada gameto

lleva sólo una de las alternativas para cada rasgo, y se segregan sin sufrir ninguna modificación pasando a las siguientes generaciones. La segunda ley afirma que estas «partículas» se recombinan o distribuyen independientemente, de forma tal que todas tienen igual probabilidad de transmitirse, es decir, la transmisión de una no influye en la transmisión de otras que no sean sus alternativas para un rasgo. En ocasiones estas dos leyes son presentadas como la segunda y tercera ley de Mendel, reservándose el calificativo de primera ley a la afirmación de que todos los miembros de la primera generación resultante del cruce de dos líneas puras que difieren en un carácter presentan siempre el mismo fenotipo, el cual coincide con uno de los parentales (el dominante).

Macroevolución: Cambios evolutivos a lo largo de grandes periodos de tiempo, dando origen a nuevas especies.

Meiosis: En los organismos diploides {ver), división celular que da lugar a los gametos haploides.

Metabolismo: Conjunto de procesos de un organismo para obtener energía y materia a partir de los nutrientes (catabolismo) y sintetizar a partir de ello nuevos componentes moleculares necesarios para la supervivencia del organismo (anabolismo).

Microevolución: Evolución dentro de una misma especie.

Monofilético: Grupo de organismos que incluye a un organismo o grupo ancestral y a todos sus descendientes.

Mutación: Cambio en algún lugar de la molécula de ADN debido a causas físicas o químicas. Las mutaciones en el ADN de las células germinales (gametos) son heredables.

Neodarwinismo: Darwinismo depurado de ciertas tesis lamarckianas sustentadas por el propio Darwin. El origen del neodarwinismo está en la obra de August Weismann (1834-1914), quien en 1983 rechazó completamente la idea de la herencia de los caracteres adquiridos, rechazo que fue

asumido por A. R. Wallace. El neodarwinismo se basa, pues, en la tesis de que la selección natural es suficiente para explicar la evolución de los seres vivos. También se aplica el término, por extensión, a la síntesis entre la teoría de Darwin y de la genética mendeliana. No obstante, la síntesis entre el darwinismo estricto y la genética mendeliana y de poblaciones no se logró hasta la década de los años 20, 30 y 40 del siglo XX. No debe olvidarse que, si bien los trabajos de Mendel sobre la herencia fueron publicados en 1866, pasaron desapercibidos hasta su redescubrimiento en 1900. Los principales artífices de esta «Teoría Sintética» de la evolución fueron T. Dobzhansky, J. Huxley, G. G. Simpson, G. L. Stebbins, E. Mayr, R. A. Fisher, J. B. S. Haldane y S. Wright. La Teoría Sintética reconocía el papel fundamental de la selección natural y rechazaba la herencia de los caracteres adquiridos. Sin embargo, admitió otros mecanismos evolutivos menores, como la deriva genética.

Nucleótido: Subunidad de la cadena de los ácidos nucleicos. El orden en que se disponen sirve para almacenar la información necesaria para la vida de la célula. Cada nucleótido tiene tres partes: un azúcar (ribosa en el ARN y desoxirribosa en el ADN), un grupo fosfato, y una base nitrogenada. La base nitrogenada puede adoptar cuatro variantes: adenina, guanina, timina y citosina. En el ARN se dan las mismas bases, pero en lugar de timina la base que se encuentra es el uracilo.

Ontogenia: Proceso de desarrollo de un organismo.

Ortogénesis: Teoría según la cual los organismos pueden evolucionar siguiendo tendencias intrínsecas que no dependen de la selección natural. Las variaciones estarían dirigidas hacia ciertos fines predeterminados.

Paradigma panglossiano: Punto de vista criticado por Gould y Lewontin (1979) según el cual todo rasgo de un ser vivo debe tener una función adaptativa y, por tanto, sería el producto de la selección natural. Se trataría, pues, de un adaptacionismo extremo. Gould y Lewontin identifican este

programa con la posición mantenida por A. R. Wallace y por A. Weismann a finales del siglo XIX. El nombre proviene del cuento de Voltaire titulado «Cándido o del optimismo». En él aparece un personaje, el doctor Pangloss, que, pese a todas las desgracias que padece a lo largo de la narración, siempre se mantiene en su convicción de que vivimos en el mejor de los mundos posibles.

Pleiotropía: Cuando un gen afecta a varios rasgos fenotípicos simultáneamente.

Polipéptido: Cadena de varios aminoácidos unidos entre sí y que, por sí sola o en conjunción con otras cadenas, forma una proteína.

Poliploidía: Duplicación (o repetición en mayor número) del número normal de cromosomas.

Procariota: Célula sin núcleo. Su ADN no está empaquetado en forma de cromosomas. Ejemplo de tales organismos son las bacterias y las algas verdeazuladas.

Proteína: Molécula formada por una o más cadenas de aminoácidos unidos entre sí por enlaces peptídicos (polipéptidos) y plegadas de formas tridimensionales complejas. Las propiedades de las proteínas vienen determinadas por las secuencias de aminoácidos.

Recombinación: Proceso de intercambio de material genético entre cromosomas homólogos que se entrecruzan durante la meiosis (ver). Es una de las fuentes de variabilidad en los organismos, junto con la mutación y la deriva genética.

Replicador: Cualquier estructura capaz de hacer copias de sí misma.

Saltacionismo: Teoría según la cual las nuevas especies se originan de forma abrupta, por la aparición de un individuo con características radicalmente novedosas debido a una mutación genética de grandes efectos. Su representante más conocido fue Richard Goldschmidt. También conocida como mutacionismo.

Selección natural: Mecanismo principal de la evolución según el darwinismo. Existe una reproducción diferencial en los organismos. La selección natural consiste en el mayor éxito reproductivo de unos organismos frente a otros en un ambiente determinado. Éste tiende a ser mayor en los individuos mejor adaptados a dicho ambiente. Ello hace que con el tiempo sean los rasgos adaptativos los que prevalezcan en una población.

Tautología: Enunciado que expresa una verdad necesaria y que, por tanto, carece de contenido empírico, es decir, no afirma ni niega ningún hecho acerca del mundo.

Taxón: Grupo taxonómico reconocido.

Teleológico: Proceso dirigido a un fin u objetivo.

Termodinámica: Parte de la física que estudia los procesos de transformación del trabajo en calor y del calor en trabajo.

Primer principio de la Termodinámica (Principio de conservación de la energía):

AU = W + Q

(donde AU es la modificación de la energía interna del sistema, W es el trabajo realizado y Q la variación de calor en el sistema). Es decir, la variación de la energía interna de un sistema es igual al trabajo que realiza más la variación en calor. Un sistema puede, pues, transferir energía realizando un trabajo o transfiriendo calor.

Esto implica que la energía no puede crearse ni destruirse sin que en algún otro lugar del Universo se produzca el correspondiente cambio opuesto, (p. ej., la energía cinética que comunicamos a una pelota proviene, en última instancia de una disminución de energía química en nuestros músculos). Así pues, el primer principio de la termodinámica puede formularse como afirmando que en un sistema aislado la cantidad de energía permanece constante.

Y aún hay otro modo común de expresarlo: Es imposible construir una máquina que produzca continuamente trabajo sin

consumir una cantidad equivalente de energía. Un dispositivo que no cumpliese este principio sería llamado «móvil perpetuo de primera especie», y la imposibilidad práctica de su construcción es la base experimental de este principio.

Segundo principio de la Termodinámica (Principio de disipación de la energía): Este principio tiene diversas formulaciones equivalentes y expresa la idea de que la tendencia del flujo de calor de los cuerpos calientes a los fríos hace imposible obtener la cantidad máxima de trabajo mecánico a partir de una determinada cantidad de calor. La cantidad de energía de un sistema aislado —es decir, un sistema que no intercambia materia ni energía con el exterior— es siempre la misma, pero tiende a transformarse en formas de energía cada vez menos utilizables para producir un trabajo.

Si llamamos entropía a la magnitud que mide la cantidad de energía no utilizable para realizar un trabajo útil, o lo que es igual, el grado de desorden de un sistema, podemos decir entonces que la entropía de un sistema o bien aumenta (procesos irreversibles) o bien permanece constante (procesos reversibles), siendo imposibles espontáneamente aquellos procesos que supongan una disminución de la entropía.

A medida que un proceso irreversible va transcurriendo, su energía se va degradando y también va aumentando la entropía, existiendo un cierto paralelismo entre la degradación de la energía y el aumento de la entropía. Se puede decir, por tanto, que el aumento de la entropía mide la degradación de la energía. Puesto que el Universo considerado en su totalidad es un sistema aislado, evoluciona irreversiblemente hacia un estado de mayor desorden. Su entropía aumenta constantemente. En el futuro la energía del Universo se encontrará degradada por entero, agotándose su posibilidad de utilización. En ese momento la entropía del Universo será máxima y, al haberse igualado las temperaturas de todos los focos, no será posible en él ninguna transformación. Sobrevendrá lo que Rudolf Clausius llamó la «muerte

térmica» del Universo, incapaz de realizar trabajo alguno, aunque su energía siga siendo la misma que actualmente.

A Clausius se debe también una formulación simple de los dos principios de la termodinámica: (1) La energía del Universo es constante, y (2) La entropía dei Universo tiende a un máximo.

Otra manera de expresar el segundo principio es la siguiente: Es imposible construir un móvil perpetuo de segunda especie, entendiendo por tal una máquina que fuese capaz de convertir íntegramente en trabajo el calor obtenido de una fuente.

Traducción: Síntesis de proteínas a partir del ARN mensajero (y con ayuda del ARN de transferencia).

Transcripción: Etapa inicial de la expresión génica que consiste en la formación del ARN mensajero a partir del ADN.

Uniformismo: Teoría defendida por Buffon y por Lyell según la cual los cambios en la superficie terrestre han ocurrido gradualmente a lo largo de prolongados periodos de tiempo y no mediante grandes cataclismos. El uniformismo consideraba las causas de los cambios de nuestro planeta en el pasado son las mismas que actúan en el presente. (Ver «catastrofismo»).



ANTONIO DIÉGUEZ LUCENA. (Málaga, España - 1961) Catedrático de Lógica y Filosofía de la Ciencia en la Universidad de Málaga desde 2010. Ha sido profesor visitante en las universidades de Helsinki, de Harvard y de Oxford. Fue presidente electo de la Asociación Iberoamericana de Filosofía de la Biología.

Una de sus líneas de investigación principales ha sido el debate sobre el realismo científico. Acerca de esta cuestión publicó el libro *Realismo científico*. Ha mantenido asimismo una línea de investigación sobre aspectos centrales de la Filosofía de la Tecnología, con atención a las tesis del determinismo tecnológico. Desde hace tiempo viene trabajando con especial dedicación en la Filosofía de la Biología, indagando sobre el uso explicativo de modelos en biología y sobre cuestiones de epistemología evolucionista. Sobre este tema ha publicado el libro *La evolución del conocimiento*. De la mente animal a la mente humana. Es de destacar, asimismo, su libro *La vida bajo escrutinio. Una introducción a la filosofía de la biología*. Su interés más reciente es sobre el tema del transhumanismo y el posthumanismo. Su último libro, *Transhumanismo*. *La búsqueda tecnológica del mejoramiento humano*, versa sobre esta cuestión. Su posición al

respecto es crítica, pero reconociendo los efectos positivos de las biotecnologías en su posible aplicación al mejoramiento humano.

Notas

[1] Me refiero especialmente a los siguientes textos: Sober (1993) (edición en español 1996a), Hull y Ruse (eds.) (1998), Sterelny y Griffiths (1999), Garvey (2007), Rosenberg y McShea (2008), y Ayala y Arp (eds.) (2010). Algún que otro capítulo dedicado a biología molecular, a la genética, a la ecología, a la biología del desarrollo o a la neurología puede encontrarse en Hull y Ruse (eds.) (2007), Matthen y Stephens (eds.) (2007) y Ruse (ed.) (2008); pero el que hasta el momento ofrece un tratamiento más equilibrado de estos temas es Sarkar y Plutynski (eds.) (2008). < <

[2] A. Rosenberg (1994) ha señalado que, dada la complejidad de los fenómenos biológicos y la limitación de nuestras capacidades cognitivas, las teorías biológicas no pueden ofrecer una descripción de los procesos causales reales que intervienen en la evolución y han de interpretarse, pues, como meros instrumentos o recursos heurísticos. Pero ésta no es una tesis ampliamente asumida. < <

[3] Puede verse la noticia, redactada por Seth Borenstein, en www.usatoday.com/tech/science/2007-08-19-life_N.htm
(consultado el 22 de octubre de 2010). < <

[4] Evidentemente, ninguno de los entes mencionados en estos ejemplos tiene capacidad estricta para autorreplicarse, sino que necesitan para hacerlo de otros organismos, de un medio favorable o de un soporte físico, como un ordenador. Pero, puestos a ser estrictos, tampoco un organismo con reproducción sexual tiene capacidad para autorreplicarse por sí mismo. Necesita un individuo del otro sexo. Lo importante aquí es que, por ejemplo, los virus no tienen metabolismo propio, sino que aprovechan el de la célula que infectan y están en la frontera de lo que consideramos como vida. La cuestión de si son o no seres vivos genera entre los biólogos cierta división (cf. Villarreal 2005). (Obsérvese que casi todas las definiciones que citaremos dejarían a los virus fuera de la categoría de seres vivos, especialmente la más específica de Ruiz-Mirazo, Peretó y Moreno Bergareche). Margulis y Sagan se han expresado nítidamente al respecto: «En nuestra opinión los virus no están [vivos]. No son autopoiéticos. Demasiado pequeños para automantenerse, no metabolizan. […] Los virus biológicos se reproducen en sus hospedadores del mismo modo en que los virus digitales se reproducen en los ordenadores. Sin un ser orgánico autopoiético, un virus biológico es una simple mezcla de componentes químicos; sin un ordenador, un virus digital es un mero programa. […] Al igual que el lenguaje, la molécula de ADN o los programas de ordenador, los virus mutan y evolucionan; pero en sí mismos son a lo sumo zombis químicos. La célula es la unidad más pequeña de vida». (Margulis y Sagan 2000, p. 18). Una opinión contraria puede encontrarse en Barrow y Tipler (1996, pp. 511 y ss.). Su caracterización de la vida, basada exclusivamente en la autoreproducción y en la evolución (en concreto en la «autorreproducción con corrección de errores», les lleva, en efecto, a considerar vivos a los virus; pero, en lo que no cabe ver sino como una reducción al absurdo de su planteamiento, llegan a atribuir vida a los automóviles, ya que éstos contienen información que puede reproducirse a través de un mecánico (que desempeñaría un papel análogo al que la célula hospedadora representa para un virus) y modificarse por la competencia entre los distintos modelos de las empresas automovilísticas (competencia que desempeñaría el

papel de la selección natural). Otra forma diferente y más plausible de defender la tesis de que los virus son genuinos seres vivos consiste en distinguir entre virus y viriones. Lo que habitualmente consideramos como virus y aparecen como tales en las fotografías de microscopía electrónica en los libros de texto o en páginas de divulgación son en realidad viriones, esto es, las partículas que los virus emplean para propagarse (básicamente ácidos nucléicos cubiertos por proteínas), pero el virus en sentido pleno sería el conjunto de la célula infectada, esto es, el material vírico proveniente del virión más todo el mecanismo celular que ejecuta su multiplicación dentro de la célula. Ésta sería la fase de madurez en un virus. Desde este punto de vista, identificar el virus con el virión es como identificar un organismo sexual con sus células germinales. Al considerarse que el virus es la totalidad de los ácidos nucléicos introducidos en la célula más toda la célula una vez que éstos se han introducido, los virus podrían considerarse entonces sin problemas como seres vivos, puesto que nadie negaría tal propiedad a una célula completa (cf. Claverie 2006 y Forterre 2010). <<

[5] Vera M. Kolb (2007) intenta responder a esta cuestión distinguiendo entre la vida como fenómeno* y la vida como una propiedad de los organismos individuales. En el primer caso es necesaria la autorreplicación (o reproducción) como característica definitoria, pero no habría que exigírsela a todos los individuos, sino sólo a algunos. En el segundo caso, no debería considerarse la autorreplicación como una característica esencial para estar vivo.

---

* Dice Kolb:

> La vida es un fenómeno continuo, llevado a cabo por una serie de organismos vivos individuales que a su vez perecen en un período de tiempo mucho más corto que el del fenómeno de la vida. Es de suponer que la vida surgió de la materia inorgánica hace más de 3500 millones de años (Bennet *et al.* 2003). La vida ha seguido existiendo desde ese momento. Para que la vida como fenómeno continúe, la reproducción de los organismos individuales es esencial, aunque no todos los individuos tienen que reproducirse.

Los individuos fértiles pueden no reproducirse por no conseguir una pareja o por estar en una etapa inmadura o senil, y no por ello dejan de estar vivos. (Nota de esta ed. digital) < <

[6] Para una defensa de la posibilidad de una vida basada en el silicio, puede verse Benner, Ricardo y Carrigan (2010). <<

[7] Sin embargo, de nuevo a contracorriente, Barrow y Tipler (1996, p. 521) consideran que una máquina autorreproductiva estaría viva.
< <

[8] Claus Emmeche (1998, p. 40) escribe: «Si la vida es forma [como sostiene la Vida Artificial], es formas de comunicación: la vida es información». < <

[9] Como Manfred Eigen, Peter Schuster, Leslie Orgel, Thomas Cech y Addy Pross. < <

[10] Representada por Alexander Oparin, Freeman Dyson, Doron Lancet, Lynn Margulis, Günter Wäcterhäuser, Stuart Kauffman, Christian de Duve, Robert Shapiro y otros. < <

[11] Puede hablarse de un tercer enfoque que sitúa como primer paso de la vida el encapsulamiento o aislamiento del entorno mediante una membrana. A este enfoque se designa como «protocélula primero». Oparin sería uno de sus representantes. No obstante, los partidarios de este tercer enfoque suelen defender que al encapsulamiento le sigue el metabolismo. < <

[12] Cf. Pross (2004) y Anet (2004) y, para un punto de vista contrario, Kauffman (2007). < <

[13] 13. Otro intento de síntesis puede encontrarse en el enfoque biosemiótico, según el cual la vida es la «interpretación funcional de signos en sistemas de códigos materiales autoorganizados que construyen su propio *Umwelt*» (Emmeche 1997, p. 15).

Umwelt: ambiente, medio circundante o medioambiente.

(Nota de esta ed. digital) < <

[14] Puede obtenerse información sobre esto en Schuerger & Clark (2007). <<

[15] Hay, sin embargo, quien considera que, precisamente por carecer de metabolismo, una semilla no está viva, aunque tenga el potencial de volver a estarlo (cf. Villarreal 2005). Lo mismo deberíamos decir entonces de una espora bacteriana. Se han encontrado esporas bacterianas congeladas, con más de diez mil años de antigüedad, que han podido reavivarse pese al tiempo transcurrido en completa inactividad. < <

[16] En esta línea, A. Moreno y K. Ruiz Mirazo (1999), han argumentado detalladamente que en el metabolismo los aspectos lógico-formales son inseparables de los materiales. Los modelos computacionales de metabolismo no podrían, pues, recoger ciertos aspectos centrales de la dinámica de los procesos metabólicos reales. «La vida, después de todo, —concluyen estos autores— es una expresión de la naturaleza autoconstrictiva de la materia». <<

[17] Cf. Machery (2011). Cleland y Chyba (2002) piensan que, al igual que los avances en química permitieron definir con precisión el agua como H_2O, quizás futuros avances en nuestros conocimientos de física y de química nos harán entender mejor cómo pudo surgir la vida y, por ende, proporcionar una caracterización de la misma como género natural. Mientras tanto hemos de conformarnos, según dicen, con listas que describan ciertas características observables. Ellos dejan abierta la posibilidad, no obstante, de que la vida no sea un género natural, con lo cual «cómo definirla permanecerá siendo para siempre no más que un asunto de preferencia lingüística» (p. 391). < <

[18] Dejo de lado una posibilidad adicional: que el concepto de vida perteneciera sólo a la biología popular pero que careciera de validez científica debido a que designa no una cosa sino muchas cosas diferentes, sin elementos relevantes en común, que deberán ser distinguidas por la ciencia en su momento y designadas con distinto nombre cada una de ellas, disolviéndose así su aparente unidad. La vida no sería así ni una clase ni un individuo, sino una diversidad de fenómenos no encajables bajo un mismo concepto. Ésta no es una posibilidad que pueda ser descartada *a priori*, pero por el momento no hay base empírica ni teórica para contemplarla como una posibilidad seria. < <

[19] Darwin no utiliza el término «evolución» hasta la última edición de *El origen de las especies*. Hasta entonces habla de «descendencia con modificaciones». < <

[20] Sobre este asunto, puede verse Sulloway (1982a, 1982b, 1987 y 2005); y para un punto de vista contrario, Eldredge (2009, cap. 2). < <

[21] Aunque su lugar en la agenda de investigación en biología sólo llegó a ser central debido a la publicación de *El origen de las especies* (cf. Caponi 2011). < <

[22] La posición de Sober en este asunto es peculiar. Para él la selección natural es una fuerza, pero puramente negativa. No genera novedades, sólo elimina algunas. Volveremos sobre esta cuestión en el próximo capítulo. < <

[23] Aunque no todos los biólogos piensan así. Futuyma es uno de los que no lo hace: «La selección natural —escribe— no es un agente o fuerza externa, y ciertamente no tiene propósitos. Es el nombre para una diferencia estadística en el éxito reproductivo entre genes, organismos o poblaciones, y nada más» (Futuyma 2005, p. 251). < <

[24] Acerca de un uso prudente del concepto de adaptación ya había advertido mucho antes George W. Williams en su libro de 1966 *Adaptation and Natural Selection*. Allí afirma que el concepto de adaptación debe usarse sólo «como último recurso» (cf. Williams 1966, p. 11). De modo que no puede decirse que los biólogos evolucionistas no fueran conscientes del problema con anterioridad al artículo de Gould y Lewontin. < <

[25] Otra cuestión es si muchas de las constricciones no podrían ser consideradas, no como opuestas a la selección natural, sino como efectos de la selección natural, en cuyo caso la dicotomía entre selección natural y constricciones debería abandonarse (cf. Shanahan 2007). < <

[26] Richard Dawkins, Daniel Dennett se adscribirían, según Godfrey-Smith, a una combinación de ambas variedades. < <

[27] Sobre el origen de esta disciplina Scott Gilbert señala: «El año 2000 puede considerarse como el año del nacimiento de evo-devo. En ese año surgieron dos revistas para publicar los resultados de las investigaciones en evo-devo, y la Society for Integrative and Comparative Biology creó una sección sobre biología evolutiva del desarrollo. Pero si el 2000 vio el nacimiento de evo-devo como disciplina, 1977 debe haber sido el año de su concepción. En ese año tres publicaciones allanaron el camino de la biología evolutiva del desarrollo. Estas publicaciones fueron el libro de Stephen J. Gould *Ontogeny and Phylogeny*, el artículo de François Jacob “Evolution by tinkering” y el artículo de Maxam y Gilbert sobre técnicas de secuenciación del ADN» (Gilbert 2003, p. 473). < <

[28] Podríamos hablar aquí en general del enfoque internalista o autoorganizativo, dentro del cual se situaría evo-devo, pero creo que es preferible centrarse en esta disciplina por ser ella la mejor apoyada empíricamente de todas las propuestas realizadas desde este enfoque. Para un análisis de estas distintas propuestas puede verse García Azkonobieta (2005). < <

[29] Javier Sampedro (2002, p. 104), como ejemplo de los más críticos con el darwinismo, escribe: «Si una pequeña mutación, por más nimia que sea desde el punto de vista genético, afecta a algún proceso básico del desarrollo y provoca por tanto una gran alteración en la forma final del animal, eso no es darwinismo». < <

[30] Un ejemplo espectacular que suele citarse al respecto es la enorme similitud entre el gen que regula la formación del ojo en los insectos y en los mamíferos, hasta el punto de que la inserción de un gen de mamífero en el genoma de un insecto da lugar a que el insecto desarrolle un ojo de insecto. < <

[31] Esta interpretación de evo-devo, complementaria del darwinismo, si bien es la más aceptada, es presentada en ocasiones como opuesta a otra interpretación más claramente antidarwinista, nombrada como «devo-evo». Devo-evo pondría el énfasis de los cambios evolutivos en los procesos internos de autoorganización, ajenos a la selección natural, que serían propios de los sistemas complejos (cf. Robert 2008). < <

[32] Agradezco estos datos actualizados a José María González Donoso. < <

[33] Han sido descubiertos dinosaurios con plumas, sin embargo, carecían de otros rasgos pertenecientes a las aves. < <

[34] La opinión contraria ha sido defendida por C. R. Woese (1997), pero la evidencia empírica sólo muestra una interacción por encaje estereoquímico entre aminoácidos y codones en el ARNt para unos pocos casos. En los últimos años se abre paso la tesis de que el código genético actual es el resultado de un proceso de selección natural cuyo resultado ha sido un código en el que se minimizan las posibilidades de error (efectos de mutaciones, traducciones erróneas), particularmente en las posiciones 1 y 3 de los tripletes (cf. Freeland y Hurst 1998). Si esta hipótesis se confirma, esto no debilitaría el apoyo que la universalidad del código genético presta a la teoría de la evolución, sino que, obviamente, lo reforzaría.
<<

[35] Y lo mismo podría decirse del carácter dextrógiro de los azúcares de los ácidos nucleicos. < <

[36] En *El origen de las especies* puede leerse: «La selección natural sólo opera mediante la preservación y acumulación de pequeñas modificaciones heredadas, todas ellas provechosas para el ser preservado; y así como la geología moderna casi ha desterrado ideas tales como la excavación de un gran valle por una sola onda diluvial, del mismo modo la selección natural desterrará la creencia en la creación continua de nuevos seres orgánicos, o cualquier modificación grande y súbita en su estructura» (Darwin 1872, pp. 75-76). <<

[37] En realidad, las cosas son más complejas. Como aduce González Donoso (2009), en la actualidad el gradualismo filético mantendría más bien la tesis de que la tasa de cambio varía durante los periodos en que no hay estasis. <<

[38] 38. Poco después del famoso diagrama evolutivo que aparece en *El origen de las especies*, Darwin explica: «Pero debo subrayar que no supongo que el proceso siempre continúe tan regularmente como aparece representado en el diagrama, aunque éste es algo irregular, ni que siga de forma continuada. Es mucho más probable que cada forma permanezca inalterada durante largos periodos y que después experimente otra vez alguna modificación. Tampoco supongo que las variedades más divergentes sean preservadas invariablemente. A menudo, una forma media puede durar mucho tiempo y puede o no producir más de un descendiente modificado, pues la selección natural actuará siempre de acuerdo con la naturaleza de los lugares que o bien no estén ocupados por otros seres o no lo estén perfectamente; y esto dependerá de relaciones infinitamente complejas» (Darwin 1987, pp. 91-92). Darwin admitía por tanto que los periodos sin cambio evolutivo en una especie podían ser frecuentes e incluso en el diagrama citado dibuja una especie que aparece en estasis durante catorce mil generaciones. < <

[39] Gould considera que los procesos macroevolutivos exigen que la selección actúe no sobre los individuos, sino sobre las especies. Sobre este asunto de la selección de especies algo se dirá en un tema posterior. < <

[40] Para una defensa de esta idea, véase Sampedro 2002, cap. 5, y para un punto de vista contrario, más afín al que aquí hemos dado, véase Sepkoski 2008. Explicaciones alternativas de la estasis desde un punto de vista neodarwinista pueden encontrarse en Moreno 2008, cap. 6. < <

[41] Desde que Popper la recuperara, la tesis de que la teoría darwinista es una tautología ha venido resucitando con cierta asiduidad. Un ejemplo en nuestro ámbito cultural es Vallejo (2002). < <

[42] En su trabajo de 1987, Popper reconoce que la teoría de la evolución ha pasado algunos tests experimentales, entre ellos el del melanismo industrial en *Biston betularia*, pero considera que no han sido suficientemente severos (cf. Popper 1987, p. 143). <<

[43] Philip Kitcher ha abundado en la misma idea aunque añadiendo otros matices. «La teoría evolucionista —escribe— es una colección de estrategias de resolución de problemas, que emplean historias darwinistas. Las historias darwinistas realizan frecuentemente afirmaciones acerca de factores que promueven o reducen la eficacia biológica, [y en ellas los biólogos] hacen afirmaciones contrastables acerca de lo que proporciona a los organismos en cuestión la eficacia biológica que tienen, sea cual sea. […] Cada vez que el concepto de eficacia biológica es empleado en las explicaciones evolucionistas, los biólogos están obligados a adelantar alguna afirmación independiente y empíricamente vulnerable sobre la ventaja conferida por una característica particular en circunstancias particulares» (Kitcher 1982a, p. 58-60). <<

[44] Esto es algo que sucede también en la física. Si se interpreta la segunda ley de la mecánica newtoniana como una definición de fuerza, su verdad se convierte entonces en una verdad por definición. Pero, como señala Rosenberg (1985, pp. 128-9), lo importante no es tanto si definimos fuerza como el producto de la masa por la aceleración o gravedad como la fuerza que cumple la ley de la gravedad; lo importante es averiguar si esas definiciones son aplicables a algún sistema real, es decir, si hay algo en la realidad que las satisface. < <

[45] Este caso puede ser visto como una situación en que la selección natural está actuando en varios niveles (sobre este asunto, véase el capítulo 10). Por lo pronto, la selección natural estaría actuando en el nivel génico, favoreciendo la proliferación de mutantes en el *locus t*, pero también estaría actuando en el nivel individual en contra de los individuos homocigóticos para dicha mutación. E incluso puede hablarse aquí también de la acción de la selección sobre los grupos. < <

[46] Como escribe R. Brandon, la ley esquemática de la selección natural lo que afirma es que si A está mejor adaptado que B en un entorno E, entonces *probablemente* A tendrá más de descendencia que B en E. La adaptación y la eficacia biológica se determinan, pues, forma independiente (cf. Brandon 1996, p. 26). < <

[47] Para una posible objeción, ver Godfrey-Smith (1998), p. 190. <<

[48] Una discusión interesante sobre el mismo puede encontrarse en Byerly y Michod (1991) y, especialmente, en los diversos comentarios que siguen a ese artículo. < <

[49] Cf. Beatty (1984) y Matthen y Ariew (2002), y para una respuesta, Millstein (2002). < <

[50] Fodor y Piatelli-Palmarini oscilan a lo largo del libro y en otros escritos entre la falsedad de la idea de la selección natural, su vaciedad, su insuficiencia explicativa, la existencia de otras alternativas explicativas complementarias, su alcance sumamente limitado o la mera inexistencia de la propia selección natural. Aunque la idea que el libro pretende dejar sentada es su rechazo radical a la selección natural como mecanismo evolutivo, lo cierto es que en ocasiones se expresan de forma más moderada, como si, después de todo, sólo pretendieran el mismo tipo de enmienda parcial que critican en Gould y Lewontin. < <

[51] Sobre este asunto también presentan oscilaciones. Unas veces afirman que la teoría de la selección natural no puede distinguir entre rasgos coextensivos y otras afirman que es la selección natural misma la que no puede distinguirlos. < <

[52] Es importante tener en cuenta esta precisión, ya que todo lo que se va a decir a continuación pierde buena parte de su sentido si se entiende el creacionismo como la mera creencia en un Dios creador y providente, sin que se pretenda que esta creencia tenga un valor científico —aunque en el pasado inspirara a muchos biólogos y científicos en su labor—. A este respecto no debe olvidarse la enorme importancia que tuvo la obra de los teólogos naturales en el surgimiento de la propia teoría de Darwin (cf. Castrodeza 1988b). La compatibilidad entre la creencia en Dios y la aceptación de la teoría de la evolución es un tema complejo que sigue generando un debate intenso y no pretendemos tratarlo aquí. En 1996, Juan Pablo II dictaminó ante la Academia Pontificia de las Ciencias que la teoría de la evolución no era ya «una mera hipótesis» (esto es, le concedió un valor científico mayor), aunque reservó un papel para la intervención divina en lo que al alma humana respecta. Stephen Jay Gould (2000) fue un defensor de la compatibilidad de la fe religiosa y la aceptación de la teoría de la evolución. También Francisco J. Ayala (2007) y Michael Ruse (2007) se han expresado en este sentido. En cambio, el defensor más contundente de la incompatibilidad de ambas cosas es probablemente Richard Dawkins (2006). Philip Kitcher (2007) se decanta también por el incompatibilismo, aunque de una forma algo más matizada. < <

[53] Obsérvese que había también personas religiosas activamente contrarias al creacionismo. < <

[54] Para un análisis de esta discusión que finalmente da la razón a Laudan, véase Quinn 1984. Elliott Sober también parece estar en este asunto del lado de Laudan: «Considero —explica Sober— que algunas de las hipótesis del creacionismo son contrastables. Esta teoría es como las doctrinas de la frenología y como la idea de que la Tierra es plana. Si esto es correcto, entonces la razón para mantener el creacionismo fuera de las escuelas públicas no es que las teorías creacionistas sean Religión (con R mayúscula), en tanto que los cursos de biología estén dedicados a la Ciencia (con C mayúscula). Más bien es que el creacionismo es similar a otras teorías desacreditadas que no merecen un lugar central en la enseñanza de la biología. Excluimos las ideas de los frenólogos y de los que sostienen que la Tierra es plana no porque las ideas sean acientíficas, sino porque han sido refutadas científicamente» (Sober 1996a, p. 62). < <

[55] Ningún simio ha sido capaz de pintar nada parecido a las pinturas de Altamira, escribía en defensa del creacionismo Juan Manuel de Prada en *XLSemanal*, 28 septiembre 2008. < <

[56] Aunque desde el punto de vista de la termodinámica éste es el apelativo apropiado, Mario Bunge (1980, p. 104) prefiere llamar a los seres vivos «sistemas semiabiertos», dado que el intercambio de materia y energía con el medio es limitado por la frontera natural que los mantiene semiaislados del entorno (membrana, piel, etc.). Debo esta precisión a José María González Donoso. < <

[57] Un ejemplo hipotético de Tim Lewens (2007c, p. 11) puede aclararlo. «Imaginemos que hay tres “planes genéticos”, P1, P2 y P3. P3 nos da un ojo completamente funcional. P2 produce un ojo ligeramente inferior, y P1 da lugar a uno aún peor. Existe una población en la que todos sus miembros tienen Pl, excepto unos pocos que tienen P2. Como P2 incrementa su frecuencia en la población, entonces las oportunidades de que surja una variante con P3 puede incrementarse también». < <

[58] Podíamos preguntarnos ¿dónde está la frontera entre lo irreductiblemente complejo y lo que no lo es? ¿Es una sola proteína un sistema que posee «complejidad irreductible»? Al menos en algunos casos la respuesta debería ser positiva, pues la eliminación o el cambio de una parte de la misma la convierte en afuncional. Sin embargo, formas nuevas de proteínas pueden surgir por selección natural para cumplir funciones nuevas. Un caso interesante es el de la aparición en algunas bacterias de una enzima llamada «nylonasa» que les permite digerir el nylon (cf. www.msnbc.msn.com/id/9452 500/ y en.wikipedia.org/wiki/Nylon-eatingJbacteria_and_creationism). El *nylon* no existió en este planeta hasta 1935, fecha en que lo creó el ser humano. ¿El Diseñador Inteligente se puso a la tarea de diseñar la nylonasa a partir de esa fecha para regalársela después a las bacterias o, más bien, debemos pensar que surgió por un proceso de mutación azarosa a partir de una proteína precedente que no cumplía esa función? Puede verse una respuesta del conocido defensor del Diseño Inteligente William Dembski a esta objeción en excesivamente *ad hoc*. Básicamente consiste en negar que se dé en este caso un cambio de suficiente complejidad. < <

[59] En concreto, el texto aprobado por la Junta Escolar de Dover decía así: «Dado que la Teoría de Darwin es una teoría, ha de continuar siendo contrastada cuando se descubran nuevas evidencias. La Teoría no es un hecho. Existen lagunas en la Teoría para las cuales no hay ninguna evidencia. Una teoría se define como una explicación bien contrastada que unifica una amplia serie de observaciones. El Diseño Inteligente es una explicación del origen de la vida que difiere de la de Darwin». < <

[60] El concepto popperiano de historicismo no coincide con lo que se ha venido entendiendo como tal en la tradición filosófica alemana; por otra parte la atribución por parte de Popper de una creencia en la existencia de leyes históricas (y no de meras tendencias) a autores como John Stuart Mill, Wilhelm Dilthey o Marx es sumamente discutible (cf. Diéguez 1988). < <

[61] Esta distinción, pese a las diferencias que pueda haber (puesto que Popper admite que en las ciencias históricas las leyes cumplen un papel, aunque sean leyes de otras ciencias), tiene como antecedente la separación entre ciencias nomotéticas y ciencias idiográficas hecha por Wilhelm Windelband en 1894 y desarrollada por Heinrich Rickert, e incluso puede remontarse hasta Aristóteles. Conviene recordar, sin embargo, que a lo largo de todo el siglo XX ha sido criticada por historiadores y filósofos. Como dice Edward H. Carr, «[e]l historiador no está realmente interesado en lo único, sino en lo que hay de general en lo único» (Carr 1984, p. 85). Ernest Nagel, quien sin embargo aceptaba la distinción de Popper casi en sus mismos términos, ponía el dedo en la llaga cuando señalaba que «aunque el historiador pueda ocuparse de lo no repetido y único, obviamente debe hacer selecciones y abstracciones de los sucesos concretos que estudia, y sus afirmaciones acerca de lo que es indiscutiblemente individual requiere el uso de nombres comunes o términos descriptivos generales. Por consiguiente, las caracterizaciones que hace el historiador de cosas individuales suponen que hay varios tipos de acontecimientos y, en consecuencia, que hay regularidades empíricas más o menos determinadas asociadas con cada tipo y que permiten diferenciar unos tipos de otros» (Nagel 1981, p. 493). < <

[62] Es claro, sin embargo, que la teoría neodarwista de la evolución no está exenta de toda capacidad predictiva, aunque no pueda predecir cómo será una especie futura. Mary Williams (1973) ha dado algunas razones de por qué no puede hacer predicciones sobre los siguientes miembros de la serie evolutiva pero sí puede hacer otro tipo de predicciones acerca de lo que cabe esperar encontrar en el estudio de las poblaciones. < <

[63] Dawkins escribe: «La teoría de la evolución por selección natural es algo más que una teoría local para explicar la existencia y la forma de la vida en la Tierra. Probablemente es la única teoría que puede explicar adecuadamente los fenómenos que asociamos con la vida» (Dawkins 1998, p. 15). < <

[64] David L. Hull (1999, p. 485) señala que en su rechazo de la existencia de leyes de la evolución Popper no hacía más que coincidir con el consenso entre los neodarwinistas momento. < <

[65] Merece la pena también consultar los argumentos de Alex Rosenberg (2001) en contra de la existencia de leyes en la biología. Básicamente su tesis se resume en que la selección natural no puede discriminar entre diferentes estructuras con efectos funcionalmente similares; ahora bien, esta «ceguera para las estructuras» por parte de la selección hace que los géneros funcionales se vean realizados de forma heterogénea por géneros estructurales, lo cual impide ligar de forma nomológica términos funcionales, como «gen», con términos estructurales o con otros términos funcionales. Rosenberg también cree, por otra parte, que la biología es una disciplina esencialmente histórica. No obstante, Rosenberg admite una sola excepción a esta carencia de leyes en la biología. En su opinión, el núcleo principal de la teoría darwinista, los principios de la selección natural, pueden considerarse como leyes *ceteris páribus* de la biología, es decir, como enunciados universales y nomológicamente necesarios. Él los cifra en los siguientes tres principios: (1) Los sistemas biológicos que no están al borde de la extinción o de la fijación se reproducen con variaciones heredables; (2) Si se obtienen variaciones heredables en los sistemas biológicos, entonces habrá entre ellos diferencias en la eficacia biológica (*fitness*); (3) A largo plazo, las variantes más aptas (*fit*) dejarán una mayor proporción de descendientes que las variantes menos aptas. Posteriormente, en su (2006), simplifica aún más el asunto. La única ley (fundamental, al menos) de la biología sería el principio darwiniano de selección natural, que el enuncia así: «PNS (x)(y) [Si x es más apto (*fitter*) que y en la generación n, entonces probablemente (hay alguna generación futura, n’, en la que x tendrá más descendientes que y)]» (Rosenberg 2006, p. 150). < <

[66] Sin embargo, Gould es uno de los críticos más citados de la afirmación de Popper del carácter tautológico de la teoría de la evolución (cf. Gould 1989a). < <

[67] En el mismo sentido se expresan Van der Steen y Kamminga 1991 (p. 459): «Muchos autores han argumentado en el pasado que las ciencias biológicas tienen problemas especiales porque tratan sobre eventos únicos: la vida sobre la Tierra tiene una historia única. Y la evolución de cualquier estructura o proceso biológico que nos ocupemos de investigar fue, al menos en parte, contingente en función de un conjunto único de condiciones iniciales. En nuestra opinión el problema de la unicidad es *per se* una pista falsa. Todo evento es único en algún respecto. Las explicaciones de los eventos únicos se suelen dar mediante la especificación de las condiciones iniciales relevantes además de las leyes en las premisas explicativas […]. De este modo, por ejemplo, los astrónomos han sido capaces durante mucho tiempo de explicar y predecir la ocurrencia de eclipses solares (históricamente únicos). La situación no es *lógicamente* diferente en biología. En biología, sin embargo, la unicidad es más omnipresente que en física y en química, dado que los organismos son tan complejos configuracionalmente que pueden mostrar una gran variabilidad e idiosincrasia. En ciertos contextos, las idiosincrasias son precisamente el tema de interés del biólogo, y puede suceder que esto, *como una cuestión de hecho*, estorbe la elaboración de leyes y teorías en biología». < <

[68] La expresión latina «*ceteris paribus*» se traduce como «todo lo demás igual». < <

[69] No todos los autores admiten, sin embargo, que las leyes científicas auténticas necesiten cláusulas *ceteris paribus* (cf. Earman y Roberts 1999 y Earman, Roberts and Smith 2002). También hay quien considera que esto no es una buena estrategia para defender la existencia de leyes en biología (cf. Mitchell 2002 y Woodward 2002). < <

[70] Para una respuesta a esta objeción, puede verse Lange (2002). < <

[71] De forma más precisa, según la ley de Kleiber, en mamíferos euterios TMB (vatios) $= 3'39 \times \text{masa (kg)}^{0'75}$ (cf. Kleiber 1961). < <

[72] Se podrían añadir otros ejemplos no tan recientes en su formulación. Tal es el caso, como ya señaló Sober (1997b), del conocido como «teorema fundamental de Fisher de la selección natural», según el cual, la eficacia biológica de una población aumenta en una tasa proporcional a la variabilidad genética en eficacia biológica presente en la población. Dicho de otro modo, el incremento en eficacia biológica que produce la selección natural será tanto mayor cuanto mayor sea la variabilidad genética de la población sobre la que actúe (cf. Lacadena 1999, p. 568). < <

[73] Para ir a lo principal, dejamos aquí de lado otros tipos de explicaciones que también serían relevantes para la biología, como las explicaciones genéticas y las explicaciones históricas. Sobre estas últimas, pueden verse varios capítulos en S. Martínez y A. Barahona (eds.) (1998). Para una exposición del concepto de explicación científica y de los modelos generales de explicación que han sido propuestos, véase Diéguez (2005), cap. 3*.

---

* Diéguez se refiere a su libro *Filosofía de la ciencia*, que no consta en la Bibliografía. (Nota de esta ed. digital) < <

[74] Una formulación aún más clara es la de David Papineau (1987, p. 65): «Cuando decimos que alguna característica C está presente para producir E, debemos entender que lo que afirmamos es que C está presente ahora debido a algún proceso pasado de selección que favoreció C porque producía E. —Otra caracterización, esta vez de Robert Brandon (1996, p. 41), es ésta—: Una pregunta-para-qué hecha sobre una adaptación A es contestada citando los efectos de las ocurrencias pasadas de A (o precursores de A) y mostrando cómo estos efectos incrementaron la adaptabilidad de los poseedores de A (o de los poseedores de los precursores de A) y condujeron así a la evolución de A. El sentido en el que son teleológicas las preguntas-para-qué y sus respuestas queda ahora aclarado. [...] La existencia de [un rasgo] A es explicada en términos de los efectos de sus ocurrencias pasadas; pero no de cualquier efecto: citamos sólo aquellos efectos relevantes para la adaptación del poseedor de A». Cabe también una versión suavizada que prescinde del hecho de que la selección natural haya actuado sobre el rasgo o característica en cuestión. Según esta versión, «un caso normal de un rasgo T en un organismo O tiene la función de producir un efecto de tipo E sólo cuando los casos pasados de T han contribuido a la eficacia biológica (*fitness*) de los ancestros de O al producir E, y por ello han contribuido causalmente a la reproducción de T en el linaje de los O» (Buller 1998, p. 507). Al no exigir que T haya sido seleccionado por la selección natural frente a rasgos alternativos (aunque sí exige que T haya contribuido a la eficacia biológica del organismo que lo posee), esta caracterización permite hablar de la función de rasgos que han aparecido por deriva genética, o que no tienen alternativas en la especie que lo posee, o de rasgos complejos con componentes que no han variado evolutivamente. < <

[75] Obviamente, el concepto de «diseño» (*design*) aquí empleado, cuando se refiere a organismos vivos, es el diseño sin diseñador que realiza la selección natural. No debe entenderse como el resultado de una inteligencia o de un agente con propósitos. Otra cosa es cuando empleamos esta noción para hablar de la función de artefactos. Para una aclaración de este asunto —esto es, que Darwin mostró cómo es posible tener diseño sin diseñador— es muy recomendable la lectura de Dawkins (1993) y Dennett (1995). No obstante, este uso del término ha sido cuestionado en ocasiones. Hay quien considera que un diseño sin diseñador es un absurdo y que, por tanto, no debería hablarse de diseño en relación con los seres vivos más que de forma metafórica (cf. McLaughlin 2001, pp. 150-153). < <

[76] Kitcher (1993/2003) discute este problema y propone como solución que se considere que «la función de X es Y sólo si la selección de Y es responsable del mantenimiento de X tanto en el pasado reciente como en el presente» (p. 166). Es decir, que lo que importa para determinar la función no es aquello por lo que un rasgo fue seleccionado en su origen, sino aquello que hace que la selección lo mantenga. < <

[77] Para una crítica, véase Millikan (1989) y McLaughlin (2001, pp. 119-124), y para una defensa de este enfoque y una aplicación de la caracterización de Cummins a la biología, véase Amundson y Lauder (1994). <<

[78] Este análisis está muy cerca del que realizó Peter Achinstein con anterioridad (1989, cap. VIII). Éste distinguió tres tipos de (oraciones sobre) funciones:

a) Funciones de acuerdo al diseño: «La silla fue diseñada para que se sentara el Rey».

b) Funciones de acuerdo con el uso: «La silla se usa para obstruir una entrada».

c) Funciones de acuerdo con la utilidad: «La silla atrae visitantes al palacio, lo que produce beneficios».

La idea que igualmente subraya Achinstein es que una oración de la forma: «La función de x es hacer y» es ambigua, ya que puede estar refiriéndose a cualquiera de esas tres cosas. < <

[79] Para esta última afirmación, véase Maturana y Varela (1998). < <

[80] Mayr entiende que un proceso teleonómico es aquél que «debe su dirección a un fin a la operación de un programa» (Mayr 1988, p. 45), y considera que los rasgos adaptativos de un organismo, al no ser procesos, sino estructuras estáticas, no deben ser calificados de teleonómicos (ni, por supuesto, tampoco de teleológicos) (cf. Mayr 1998, p. 37 y 2006, cap. 3). Por su parte, el término «teleología» fue introducido por Christian Wolf en 1728, aunque la idea de que cabe explicar ciertos fenómenos acudiendo a sus causas finales es, como hemos visto, muy anterior. < <

[81] Sobre esta disputa pueden consultarse los trabajos de Gerald J. Krieger, F. J. Ayala y E. Mayr recogidos en el volumen 20 (1) de 1998 de la revista *History and Philosophy of the Life Sciences*. <<

[82] Para un punto de vista favorable a esta interpretación, ver Lennox 1993 y 1999, p. 299, Ayala 1995, Ruse 2000 y Short 2002. Para un punto de vista en contra, ver Mayr 1988, cap. 14 y Ghiselin 1994. <<

[83] Ayala (1970), sin embargo, piensa que la selección natural es un proceso teleológico pero entendido como teleología natural indeterminada, es decir, no hay un fin predeterminado, sino un proceso causal que produce rasgos adaptativos. La selección natural favorece códigos de información de ADN que mejoran la eficacia biológica de una población en un determinado entorno, pero esto no implica que esté encaminada a la producción de ciertas características concretas. El resultado final es contingente. Mayr, en cambio, es un ejemplo de los que piensan que la selección natural no es un proceso teleológico; la eficacia biológica es demasiado general en su opinión como para constituir una meta y además es un resultado *a posteriori*, no una meta previa: «Tal uso [del término] es un residuo de los teólogos naturales, que consideraban las adaptaciones como evidencia de un diseño intencionado del Creador. En realidad, la adaptación es un resultado *a posteriori* de la selección natural en lugar de una meta buscada *a priori*» (Mayr 1998a, p. 37). Mayr rechaza cualquier tipo de «teleología cósmica» (cf. Mayr 2004, cap. 3). No obstante, pese a la discrepancia, tanto Ayala como Mayr coinciden en que la selección natural no está dirigida a una meta definida. Ayala (1998) ha terminado por reconocer, en todo caso, que modo de expresarse puede llevar a confusión. Cree que quizás habría sido mejor decir que la selección natural es un proceso que «induce a la teleología», ya que da lugar a rasgos adaptativos; pero finalmente se decanta por abandonar este modo de expresarse, ya que «la selección natural no es ni una entidad ni un agente y, por tanto, no es una causa en el sentido usual» (Ayala 1998, p. 46). < <

[84] Otros candidatos han sido: centralización de sistemas y órganos, mejor adaptación, resistencia a la extinción, eficacia en la supervivencia, mayor eficiencia en el uso de recursos naturales, aumento del tamaño, incremento de la diversidad, mejora en las capacidades cognitivas, mayor flexibilidad en la conducta, incremento de la autonomía, incremento del control sobre el medio, incremento en la información genética almacenada en los organismos, aumento de la evolucionabilidad, etc. (cf. Ayala 1983, Castrodeza 1988a y Rosslenbroich 2006). Todos, sin embargo, presentan el mismo problema: aunque puedan señalarse casos que confirmen cada uno de estos logros evolutivos, de ninguno de ellos puede decirse con claridad que constituyan tendencias universalizables y objetivables. < <

[85] Una defensa bien articulada de esta posición puede verse también en Sanders y Ho (1976). <<

[86] Una versión popular del mismo puede leerse en castellano con el título de *Ocho hitos de la evolución.* <<

[87] Esta interpretación de los fósiles de Burgess Shale, que Gould popularizó en su libro *La vida maravillosa*, ha sido puesta en cuestión por algunos paleontólogos (cf. Moreno 2008, cap. 5). <<

[88] Kim considera que el concepto de superveniencia es una reformulación más precisa del concepto de emergencia, que tuvo su mejor momento en los años 20 del pasado siglo —aunque su origen parece estar en la obra de G. H. Lewes, de 1875, *Problems of Life and Mind* (cf. Kim 1994 y Emmeche *et al.* 1997)—. No obstante, también puede argüirse que este último concepto es más fuerte, ya que la emergencia tiene un carácter claramente antirreduccionista (cf. Martínez-Freire 2004), y, de hecho, este concepto estuvo ligado durante un tiempo a las posiciones vitalistas, al menos en la medida en que fue un sucesor que intentó salvaguardar algunos aspectos del vitalismo, lo que explica el recelo que aún provoca en algunos círculos, y ello pese a que se oponía también al vitalismo en muchos aspectos. El emergentista puede admitir que todas las entidades son entidades físicas, pero considera que ciertas propiedades, las propiedades emergentes, no son reductibles a propiedades físicas. Una propiedad emergente de un sistema compuesto es, por tanto, aquélla que no puede ser explicada o predicha por las propiedades de los componentes del sistema, si bien se trata de propiedades que surgen debido precisamente a ciertas propiedades de los elementos componentes. La emergencia sería, pues, la aparición de nuevas propiedades a partir de niveles inferiores; propiedades que serían irreductibles a las de dichos niveles. Por ejemplo, las propiedades básicas del agua, como su carácter líquido o incoloro, no pueden ser explicadas a partir de las propiedades del oxígeno y del hidrógeno aisladamente, pero es claro que esas propiedades surgen del hecho de que el oxígeno y el hidrógeno tienen ciertas propiedades que permiten su combinación. (Para una réplica a la tesis de que el emergentismo lleva necesariamente al antirreduccionismo, puede verse Rosenberg 2006, pp. 12-13). En los últimos años el concepto de emergencia, con resueltas implicaciones antirreduccionistas, está siendo de nuevo reivindicado por algunos filósofos de la biología y de la mente (cf. Beckermann *et al.* 1992, O'Connor 1994 y Emmeche *et al.* 1997). El concepto de «superveniencia», por otra parte, proviene de la filosofía de la mente. Donald Davidson lo

empleó para señalar que si dos eventos son similares en todos sus aspectos físicos, también han de serlo en los aspectos mentales, y que un objeto no puede ser alterado en un aspecto mental sin que experimente también una alteración en aspectos físicos. Alexander Rosenberg (1978) fue uno de los primeros en aplicarlo a la biología, argumentando que el concepto de eficacia biológica (fitness) es superviniente de las características anatómicas, fisiológicas, conductuales y medioambientales de un organismo. «En parte —escribe Rosenberg—, el valor numérico de la eficacia biológica es una medida del "encaje" (fit) entre el organismo y el entorno. Este encaje en una generación dada determina causalmente el número de oportunidades reproductivas de esa generación, y puesto que el encaje es parcialmente hereditario, está también conectado nomológicamente con el número de tales oportunidades en las generaciones previas y futuras. Es por esto por lo que los índices de reproducción proporcionan una estimación del valor numérico de la eficacia biológica de una línea de descendientes, incluso aunque la dirección de la causación es desde la eficacia biológica a los índices de reproducción, y no a la inversa. Pero dado que las condiciones medioambientales y las propiedades físicas y conductuales de un organismo son tan complejas, tan variadas y tan difíciles de separar y de cuantificar como determinantes de la eficacia biológica, es mejor contemplar la eficacia biológica como superviniente de estas propiedades, y habremos de emplear los índices de reproducción para medir la eficacia biológica» (Rosenberg 1978, p. 375). < <

[89] Su interesante descripción del estado de opinión entre los biólogos es la siguiente: «Probablemente no resulta rara entre los biólogos una posición reduccionista [epistemológica] moderada. Aunque en el momento actual no puede llevarse a cabo la reducción de la biología a la química, se sostiene que es posible en principio y que es por tanto un propósito que ha de buscarse activamente; la reducción real de la biología a las ciencias físicas queda sometida a un progreso mayor en las ciencias biológicas o en las físicas o en ambas. Esta forma moderada de reduccionismo epistemológico se basa a menudo en convicciones de reduccionismo ontológico. Generalmente los biólogos aceptan que los seres vivos están formados exhaustivamente por componentes físicos. De ahí no se sigue, sin embargo, que los organismos no sean nada más que sistemas físicos. El reduccionismo ontologico no comporta el reduccionismo epistemológico. Del hecho de que los organismos estén formados exhaustivamente por átomos y moléculas no se deduce que el comportamiento de los organismos pueda ser explicado exhaustivamente a través de las leyes que se han avanzado para explicar el comportamiento de los átomos y moléculas» (Dobzhansky, Ayala, Stebbins y Valentine 1993, p. 492).
< <

[90] Mohan Matthen (2005) ha replicado que la falsedad de las leyes de Mendel no implicaría la falsedad de (Rl), ya que las leyes de Mendel no son parte de la genética clásica: «La construcción de mapas genéticos y el uso de estos mapas para predecir la frecuencia de ciertos rasgos —escribe— depende del conocimiento de que estos genes están ordenados en los cromosomas como “cuentas en un hilo”. Mendel no sabía nada de cromosomas, y su [segunda] ley asume que los genes no están ligados. Así que la práctica misma de la genética clásica depende de repudiar a Mendel. No está clara, pues, la relevancia de la falsedad de las leyes de Mendel en este contexto» (p. 211). Creo que en esta replica Matthen se excede en su celo histórico. Con independencia de lo que estableciera exactamente el propio Mendel, la reformulación en lenguaje actual de sus leyes forma parte de la genética clásica según los criterios aceptados por la comunidad científica. < <

[91] Podría añadirse, con Rosenberg (2006, p. 120), que un codón de inciación y otro de finalización situados en el ADN basura no formarían un gen. < <

[92] Para una réplica a este punto, puede verse en Waters (2008). < <

[93] Parece difícil, sin embargo, que pueda prescindirse de él en el estudio de la transmisión de las enfermedades genéticas (cf. Plutynski 2008). < <

[94] Todd A. Grantham (2004) ha desarrollado una interesante concepción de la unificación de los campos científicos basada en la idea de la «interconexión», de la que la reducción sería sólo una modalidad, pero se incluirían otras, como la extensión explicativa de la que habla Kitcher y otras distintas, como la unificación práctica a través de conexiones heurísticas y metodológicas. < <

[95] Cf. Rosenberg 2006, p. 122. Rosenberg, pese a su defensa del reduccionismo teórico, se muestra en este punto más cauto que Waters: «La historia del concepto de gen —reconoce— es la historia de un éxito creciente en un aspecto y de un fracaso creciente en otro. Ha sido un éxito en la medida en que el proyecto implacablemente reduccionista de la genética ha localizado, contado y separado los genes en sus partes componentes exitosamente. Ha sido un fracaso en que este mismo programa implacablemente reduccionista ha mostrado que los detalles moleculares son demasiado complejos, disyuntivos y sinérgicos como para vindicar cualquier explicación reduccionista de lo que es un gen que sea única, de longitud manejable y completa» (Rosenberg 2006, p. 112). < <

[96] Conviene aclarar que esta explicación no es completamente satisfactoria, ya que en ocasiones una pérdida de funcionalidad puede ser dominante. < <

[97] Hay, sin embargo, otros pasajes de la obra de Darwin que dan pie a una cierta interpretación realista. Para una discusión sobre la compleja posición de Darwin en este tema, véase Richards (2010), cap. 4. <<

[98] Ruse (1987) opina, sin embargo, lo contrario. < <

[99] Con los años, Linneo concede una creciente importancia al linaje y a la reproducción para la clasificación en especies, y ve las propiedades esenciales de cada especie como propiedades funcionales situadas en un contexto espacio-temporal determinado. Linneo acepta igualmente la aparición de nuevas especies por hibridación de las existentes en un momento dado (cf. Richards 2010). <<

[100] No obstante, sobre las dificultades que encierra la noción de individuo en biología debe consultarse J. Wilson 1999. < <

[101] Por cierto, que el abandono del esencialismo sobre las especies tiene como consecuencia que tampoco existe una esencia del ser humano (cf. Ereshefsky 2002). < <

[102] Stamos realiza en su (2003) una propuesta propia sobre la noción de especie. Propone considerarlas como relaciones de similitudes biológicas. < <

[103] El texto original dice así: «a species is a group of individuals fully fertile *inter se*, but barred from interbreeding with other similar groups by its physiological properties (producing either incompatibility of parents, or sterility of the hybrids, or both). —El texto de 1937 es éste—: The present writer has therefore proposed… to define species as that stage of the evolutionary process, at which the one actually or potentially interbreeding array of forms becomes segregated in two or more separate arrays which are physiologically incapable of interbreeding» (Dobzhansky 1937, p. 312). <<

[104] El texto original dice así: «Species are groups of actually or potentially interbreeding natural populations which are reproductively isolated from other groups» (Mayr 1942, p. 120). <<

[105] El texto original es: «Species are groups of interbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups». < <

[106] En uno de sus últimos libros, Mayr explica por qué suprime el término: «Ahora considero superflua la palabra potencial porque la interfertilidad [*interbreeding*] implica la posesión de mecanismos aislantes que permiten la interfertilidad de poblaciones que están impedidas para serlo por barreras extrínsecas. El concepto de interfertilidad incluye así la propensión para la interfertilidad. La palabra interfértil incluye una propensión: una población espacial o cronológicamente aislada, por supuesto, no es [de hecho] interfértil con otras poblaciones, pero puede tener la propensión para serlo cuando cese el aislamiento extrínseco». (Mayr 2004, 177-178). En pocas palabras, Mayr cree que la expresión «potencialmente interfértiles» es redundante, puesto que la interfertilidad es en sí misma una propensión, una potencialidad. El problema entonces es cómo determinar empíricamente cuándo se da esa propensión y cuándo no. < <

[107] El texto dice asi: «A species is a lineage (or a closely related set of lineages) which occupies an adaptive zone minimally different from all lineages outside its range and which evolves separately from all lineages outside its range». < <

[108] Como explica Richards (2010, p. 13), «Los diferentes conceptos de especie funcionan de diferente modo y deben ser juzgados sobre bases y criterios diferentes. Algunos conceptos son teóricos y nos dicen lo que las especies son. Otros conceptos son operacionales y nos dicen cómo observar las especies. Lo que importa, pues, es cómo funciona el concepto en un marco particular, y cómo de bien desempeña su papel adecuado en la división de la labor conceptual». < <

[109] Puede hablarse de selección de grupos en dos casos diferentes (cf. Damuth y Heisler 1988): (1) cuando un rasgo fenotípico propio de los individuos (por ejemplo, un cierto tipo de conducta) es seleccionado evolutivamente debido a que los grupos en los que hay más individuos con ese rasgo compiten mejor con otros grupos, y, como consecuencia los individuos que poseen dicho rasgo tienen más eficacia biológica que los que no lo tienen cuando se considera la población total (metapoblación), y (2) cuando un rasgo propio de un grupo como tal (por ejemplo, la densidad de población) es seleccionado evolutivamente debido a que la posesión de ese rasgo hace que el grupo que lo posee sea capaz de generar más grupos similares a él. En ocasiones, como veremos que sucede en el caso de la selección de especies, la selección de grupos ha sido entendida en estricta analogía con la selección de individuos, es decir, los grupos competirían entre sí por los recursos disponibles y, en función de ciertas cualidades o rasgos propios del grupo, unos serían capaces de replicarse con mayor efectividad que otros, dejando más grupos hijos. La tendencia actual, sin embargo, es evitar esta analogía estricta y considerar que habría selección de grupos meramente cuando el grupo es el beneficiado por la selección natural, sin que ello lleve a atribuir eficacia biológica (fitness) a los grupos (cf. Glymour 2008). Tal es el caso de los modelos evolutivos acerca de la conducta altruista desarrollados por Sober y Wilson (1998). <<

[110] Se ha dicho que la selección de grupos exigiría dos condiciones muy difíciles de cumplir en circunstancias naturales: (I) que todos los individuos de un grupo tuvieran una conducta altruista, es decir, que fueran genéticamente idénticos con respecto a este patrón de conducta, de modo que no se beneficien los no altruistas (esto sólo parece plausible en grupos muy pequeños) y (II) que no existiera flujo genético entre grupos (que hubiera baja o nula tasa de migración), (cf. Skelton 1996, p. 255). No obstante, son condiciones que pueden reproducirse en laboratorio, observándose entonces las consecuencias predichas por Wynne-Edwards (cf. Ridley 1996, pp. 327-329). Maynard-Smith (1976) señaló que para que la selección de grupos se diera, las condiciones debían ser las siguientes: (I) grupos de pequeño tamaño, (II) baja tasa de migración, y (III) extinción de grupos completos. Pero no todos están convencidos de que tales condiciones sean necesarias para que pueda darse realmente selección de grupo (cf. Wilson y Wilson 2007 y Lloyd 2007, p. 47). Con respecto a las dos primeras, podrían existir gorrones dentro de los grupos y aún así los grupos de mayoría altruista podrían reproducirse con rapidez suficiente para contrarrestar el aumento de los gorrones dentro de cada grupo (cf. Sober y Wilson 1998). El asunto permanece, pues, bajo controversia. < <

[111] Una discusión interesante y detallada de las explicaciones posibles del altruismo en comunidades de cazadores recolectores —y crítica con la selección de grupos— puede encontrarse en Rosas (2007). <<

[112] Obsérvese que los ejemplos citados son casos de lo que Samir Okasha llama «conflictos intragenómicos», es decir, casos en los que los genes de un mismo organismo no cooperan entre sí, sino que difieren en su eficacia biológica. Okasha limita la selección génica a este tipo de casos (cf. Okasha 2008). < <

[113] Esto, como ha hecho notar Kim Sterelny (2003b), plantea el problema de que, a diferencia de lo que sucede con los individuos, no tenemos ningún modo claro de distinguir entre la eficacia potencial o esperada de una especie y su eficacia real. < <

[114] Más recientemente (cf. Mayr 2004, pp. 149-150) Mayr se ha expresado como si considerara que la selección de especies no existiera realmente, puesto que ésta sólo sería el resultado de la selección en el nivel de los individuos de dos especies competidoras.
< <

[115] Esto ha generado a su vez el debate acerca de cómo distinguir ese tipo de propiedades de las propiedades de los individuos. < <

[116] Debo este comentario a José María González Donoso. < <

[117] Mark Ridley, por ejemplo, se inclina por una visión pluralista del asunto, aunque bien es verdad que reduciendo al mínimo otros tipos de selección distinta a la selección de organismos individuales. Ridley adopta de Maynard Smith la tesis de que las únicas unidades de selección posibles son las que exhiben heredabilidad, y éstas son generalmente los organismos (cf. Rydley 1996, p. 330). < <

[118] Rosenberg sugiere incluso que hay cierta inconsistencia entre el pluralismo de Sterelny y Kitcher y su interpretación antirrealista: «Merece la pena preguntarse —escribe— […] cómo puede ser la selección natural una fuerza causal si no actúa sobre algún objetivo determinado» (Rosenberg 1994, p. 90). Esta objeción es asumida también, en términos parecidos, por Shanahan (1997, p. 122): «Si la selección es real, también lo son entonces las unidades de la selección. […] La afirmación de que existen representaciones alternativas máximamente adecuadas de la estructura causal de un proceso de selección sería incoherente sin la suposición de que la selección es real. Sin presuponer la realidad de los procesos de selección, no habría nada de lo que pudieran ser una representación las representaciones alternativas. El pluralismo presupone la realidad de la selección, y por tanto de las unidades de la selección». < <

[119] También Rosenberg subrayó esta posibilidad: «En lugar de actuar sobre diferentes objetivos en diferentes ocasiones, otro modo en que una fuerza causal podría no actuar sobre un único objetivo determinado es actuando al mismo tiempo sobre casos de diferentes tipos —un trozo de material genético, organismos, grupos de parientes, etc—. Pero este modo de no actuar sobre objetivos determinados no proporciona razones para suponer que no puede contarse la historia causal "auténticamente real". Sólo sugiere que cuando se cuente la única historia adecuada, será muy complicada, con un montón de interconexiones entre diferentes niveles de organización» (Rosenberg 1994, p. 91). < <

[120] Hay quien considera que las mutaciones en estas regiones cis-reguladoras* (promotores, *enhancers*, etc.) podrían explicar las divergencias en los procesos de desarrollo que se dan en los diversos organismos a pesar del hecho de que los genes reguladores del desarrollo suelen estar muy bien conservados a lo largo del proceso evolutivo.

**Cis* significa «cercano» por oposición a los reguladores en *trans*, que son lejanos y actúan a distancia por mediación de —codificando— los denominados factores de transcripción que regulan la actividad de otro gen. (Nota de esta ed. digital) < <

[121] Tampoco lo es en algunos virus, en los cuales dos proteínas distintas pueden venir codificadas de forma entremezclada en una misma secuencia de ADN. < <

[122] Así lo hicieron, por ejemplo, Craig Venter y sus colaboradores en relación con el proyecto «Genoma humano». Definieron un gen como «un *locus* de exones cotranscritos». < <

[123] Para no complicar más la cuestión, hemos dejado aquí de lado los desafíos que a cualquier definición de gen presentan la existencia de transposones (genes que cambian de localización en la cadena de ADN), de pseudogenes, de secuencias de nucleótidos altamente repetidas, de genes antisentido, que son transcritos en sentido contrario al habitual, etc. Para una revisión de estas dificultades, puede verse Gerstein *et al.* (2007). < <

[124] Algo muy parecido sostiene Keller cuando afirma lo siguiente: «Hemos aprendido no sólo que la función no se corresponde limpiamente con la estructura, sino que además debe distinguirse entre la función y un lugar determinado y preespecificado del cromosoma, en la medida en que podamos pensar todavía en el gen como en una unidad funcional (podríamos llamar a esto el gen funcional), no se le puede considerar ya idéntico a la unidad de transmisión, es decir, al ente responsable de (o al menos asociado con) la memoria intergeneracional. […] [L]os elementos de juicio que se han ido acumulando a lo largo de los últimos decenios nos obligan a pensar que el gen es (al menos) dos tipos de entes muy diferentes: un ente estructural, mantenido por la maquinaria molecular de la célula de manera que pueda transmitirse fielmente de generación en generación, y un ente funcional que nace sólo de la interacción dinámica de muchísimos actores, sólo uno de los cuales es el gen estructural del que derivan las secuencias proteínicas originales» (Keller 2002, p. 76 y 78-79). < <

[125] La idea del gen como unidad funcional se diluye aún más si tenemos en cuenta que los genes funcionan en red, estableciéndose una intrincada interrelación entre los productos de diversos genes. (Debo este comentario, como algún otro en est e capítulo, a Ramón Muñoz Chápuli). < <

[126] Para una crítica bien templada y argumentada de la sociobiología puede verse Kitcher 1985 y para una crítica también rigurosa de la psicología evolucionista, Buller 2005. < <

[127] En todo caso, Wilson no había sido el primero en cruzarla. Baste citar el popular libro de Desmond Morris *El mono desnudo*, publicado originalmente en 1967. <<

[128] Una exposición detallada de estas tesis, con inclusión de evidencias empíricas favorables a ellas, puede encontrarse en Buss 2003, y para una crítica, puede verse Bohluis *et al.* (2001). < <

[129] Para una vívida discusión sobre esta recepción pueden consultarse los capítulos 4 y 5 de Stamos 2008. < <

[130] Neil Jumonville comenta al respecto: «Habitualmente se supone que Wilson fue criticado por sus oponentes porque éstos desestimaban sus ideas sobre la raza, y porque Wilson quería perpetuar el concepto de distinciones raciales y todos los beneficios que esto acarreaba para los blancos poderosos. […] Irónicamente, es más probable que, por el contrario, Wilson fuera vilipendiado por [sus críticos de] la SSG [Sociobiology Study Group] y otros dentro del campo multiculturalista precisamente porque negaba que hubiera diferencias multiculturales significativas entre razas y etnias que hubieran de ser preservadas y honradas» (Jumonville 2002, p. 587). < <

[131] Alcock (2001, p. 192) se queja de que esta exigencia de Kitcher es tanto como establecer dos estándares metodológicos, uno para la sociobiología y disciplinas afines y otro para el resto de la ciencia. Como si en el resto de la ciencia no fueran también fundamentales altos estándares metodológicos. Pero, en realidad, Kitcher no está proponiendo algo así. Lo que está sugiriendo es que, dado que los científicos aceptan y desarrollan hipótesis por muy diversos motivos, sin necesidad de que esas hipótesis estén contrastadas más allá de toda duda razonable en función de la evidencia disponible, las hipótesis de la sociobiología deberían, por su propia temática conflictiva, ser tomadas con mayor precaución hasta que la contrastación no se haya producido de la forma que cabe exigir a cualquier hipótesis científica. Y lo que él percibe es justo lo contrario: que las hipótesis de la sociobiología son comentadas y defendidas en publicaciones populares sin haber sido sometidas a los exigentes controles metodológicos que son deseables siempre. < <

[132] Esta expresión, que podría traducirse como historias «precisamente así» o «precisamente así sucedió», por el título del libro de cuentos de Rudyard Kipling, fue usada por Gould y Lewontin en su famoso artículo de 1979 para caricaturizar las historias infalsables y sin ningún apoyo empírico que, según ellos, los adaptacionistas inventaban para explicar la existencia de un rasgo en un organismo. < <

[133] El apelativo «epistemología evolucionista» parece haber sido acuñado por Donald Campbell a finales de los años 50 y fue usado por Popper en su obra de 1972 titulada *Conocimiento objetivo*. Un enfoque evolucionista. (Cf. Wuketits 1990, p. 35). Una exposición más detallada del significado y la repercusión filosófica de la epistemología evolucionista puede encontrarse en mi libro *La evolución del conocimiento* (publicado en Madrid por Biblioteca Nueva en el 2011). < <

[134] Una comparación clarificadora entre ambos puede encontrarse en Vollmer (1987), el cual, por cierto, considera confundente que los dos enfoques reciban el mismo apelativo de «epistemología evolucionista». < <

[135] Para una exposición de las complejas relaciones evolutivas que pueden establecerse entre los genes y la cultura, véanse Boyd y Richerson 2005 y Richerson y Boyd 2005. < <

[136] Unas críticas similares pueden encontrarse en Ruse (1986b, cap. 2) y Bradie (1986). Para una revisión crítica más general de la EET, que incluye las propuestas de David Hull, que escapaban a las que acabamos de reseñar, puede verse Luján (2007). < <

Notas de esta edición digital

[1] Aunque la cita de Bartley III dice «Mayr 1949» el artículo al que pertenece, «Discussion: Footnotes on the Philosophy of Biology» está publicado en *Philosophy of Science* vol. 36, n.º. 2 (Junio de 1969) y en el mismo artículo se dice en la primera página que su presentación fue hecha en 1965. (Nota de esta ed. digital) < <

[2] «Situated robot»: robot, que además de saber su ubicación, reconoce su situación en sentido amplio, es decir, las circunstancias en las que se encuentra (accesibilidad de rutas de desplazamiento, presencia y trayectorias de elementos hostiles o neutros, etc.). (Nota de esta ed. digital) < <

[3] Traducción directa del inglés «*protein polymerases*». Kunin define la vida como «a system of nucleic acid and protein polymerases», traducible, como «un sistema de polimerasas de ácidos nucleicos y de proteínas».

Aunque el término *polimerasa* está «consagrado» a las enzimas que sintetizan polímeros de ácidos nucleicos (ADN y ARN), Kunin en su artículo —titulado «Un sistema de dos polimerasas» («A System of Two Polymerases»)— lo extiende a la actividad de la peptidil transferasa, una ribozima que establece los enlaces peptídicos entre los aminoácidos. Es, por tanto, una «polimerasa» de proteínas (polímeros de aminoácidos). (Nota de esta ed. digital) < <

[4] Entiéndase como anglicismo que toma el significado de «depender de» o «estar condicionado por», del término *subsidiary* en su acepción de «ser secundario o subordinado». (Nota de esta ed. digital) < <

[5] Darwin reconoce la autoría de Spencer desde la 5.a (p. 72) de *El origen*:

> He llamado a este principio, por el cual cada ligera variación, si es útil, se preserva, con el término Selección Natural, para señalar su relación con el poder de selección del hombre. Pero la expresión que a menudo utiliza el señor Herbert Spencer, de la supervivencia del más apto, es más precisa y, a veces, igualmente conveniente.

(Nota de esta ed. digital) <<

[6] Estos «dos factores causales» son creencias muy anteriores a Lamarck (véase «The Inheritance of Acquired Characters and the Provisional Hypothesis of Pangenesis» de Conway Zirkle) y como dice Stephen J. Gould (véase «Un árbol crece en París: la división de los gusanos y la revisión de la naturaleza de Lamarck», en *Las piedras falaces de Marrakech*) ambos han pasado «a ser a lo largo de la historia el "lamarckismo" exclusivo de los manuales modernos y de los iconoclastas antidarwinistas» aunque sólo eran responsables de las desviaciones (adaptativas) del ascenso evolutivo general en la escala animal, porque una «"fuerza que tiende incesantemente a complicar la organización" (*la forcé qui tend sans cesse à composer l'organisation*) conduce a la evolución linealmente hacia arriba».

Juan Moreno (en la bibliografía: Moreno, 2008, p. 205-206) reinterpreta las palabras de Darwin —adelantadas a su tiempo— porque dice que cuando Darwin «se refería a "acción directa de las condiciones de vida" o a "uso y desuso" no estaba tratando la herencia lamarckista sino lo que ahora se llama *plasticidad fenotípica*». (Nota de esta ed. digital) < <

[7] Ruse (en la bibliografía: Ruse 1979, pp. 56-57) al comenzar a hablar de la teoría de la evolución, después de un capítulo dedicado a la genética de poblaciones, dice que el lector notará que la primera es «sospechosamente parecida» a la segunda. La razón es que «el moderno pensamiento evolucionista considera básica la afirmación de que las respuestas a las cuestiones sobre los cambios evolutivos a gran escala deben encontrarse en nuestros conocimientos de los cambios evolutivos a pequeña escala». Esto es gradualismo darwiniano: pequeños cambios (aunque, como dice Ruse, cada uno por separado no sean consideremos evolutivos, son suficientes para explicar otros mayores. (Nota de esta ed. digital) < <

[8] *Physiological stress*: estrés (o tensión) fisiológico. (Nota de esta ed. digital) < <

[9] Lo que caracteriza a las pechinas no es el ángulo que forman los arcos entre sí sino que, porque éstos sostienen una cúpula, son superficies curvas. (Nota de esta ed. digital) < <

[10] Godfrey-Smith define y evalúa «tres posiciones adaptacionistas distintas, cada una de las cuales afirma la importancia central de la adaptación y la selección natural para el estudio de la evolución, pero concibe esta importancia de una manera diferente». (Nota de esta ed. digital) < <

[11] *Linkage*: entiéndase «ligamiento entre genes» (el hecho de que unos genes se transmiten juntos con mucha frecuencia). Diéguez sigue citando a Godfrey-Smith:

> The empirical adaptationist who says that selection is everywhere must confront neutralism; the adaptationist who says that selection alone can predict where an evolving system will go must deal with the population genetics of linkage

(Nota de esta ed. digital) < <

[12] La macroevolución definida en el glosario se ciñe a la visión ortodoxa gradualista de la Síntesis de no extenderla más allá del cambio de especie a especie. Sin embargo el término se ha usado para la evolución observada en niveles taxonómicos superiores por la paleontología (véase, por ejemplo, el capítulo «Macroevolución» en *Evolución. La base de la Biología*, editor Manuel Soler [2003]). (Nota de esta ed. digital) < <

[13] *Core gen*: traducido como gen central, es un gen compartido por todas las especies de un clado. Todos los genes centrales formarían un genoma central que forma parte de un conjunto de genes. (Nota de esta ed. digital) < <

[14] El texto de la edición publicada y que Diéguez cambia en su fe de erratas, es el siguiente:

> [Otra bien conocida es] el carácter levógiro de los aminoácidos de todas las proteínas que los componen[35]. Esto significa que son moléculas que desvían hacia la izquierda el plano de una luz polarizada que pase a través de ellas. Químicamente son perfectamente posibles polipéptidos formados por aminoácidos dextrógiros (que desvíen la luz polarizada hacia la derecha) o por una mezcla de ambos. ¿A qué se debe entonces que sólo los levógiros se den en los seres vivos?

(Nota de esta ed. digital) < <

[15] No existe referencia en la Bibliografía a *Historia de la ciencia* de Espasa (2013). (Nota de esta ed. digital) < <

[16] Diéguez no define qué se entiende por valor adaptativo. aunque lo va usar varias veces, hasta el capítulo 12 a modo de aclaración dice que es la «capacidad para aumentar la eficacia biológica de los individuos». (Nota de esta ed. digital) < <

[17] Aunque Diéguez los define por separado en el Glosario ambos son *fitness* en inglés. (Nota de esta ed. digital) <<

[18] «[Fitness] seems to be a placeholder…: *—la aptitud parece ser un espacio reservado*… (*Placeholder—*: Una sección de texto que se coloca en un documento, etc. temporalmente hasta que el texto final se inserte allí en una etapa posterior», *Collins Dictionary*, acepción 2). (Nota de esta ed. digital) < <

[19] Una propiedad disposicional sólo se manifiesta en determinadas circunstancias. (Nota de esta ed. digital) < <

[20] En un enunciando condicional contrafáctico o subjuntivo (*counterfactual conditional*) el antecedente no ocurre en la realidad aunque pudiese ocurrir. En ese sentido es «contrario a los hechos» —y por tanto falso— que es lo que significa *counterfactual*.

Popper lo interpreta como un «condicional naturalmente necesario», o «condicional nómico»: aquel que es verdadero en todo mundo que tenga la misma estructura que éste, y expresa necesidades o disposiciones naturales. (Nota de esta ed. digital) < <

[21] 1955 es el año de estreno en Broaway de la obra teatral del mismo nombre. La versión cinematográfica es de 1960. (Nota de esta ed. digital) < <

[22] Se usan las metáforas de la presión y de la fuerza para hablar de los factores o causas (hipotéticos o conocidos), o de la acción de «empuje» que ejercen en el proceso de la adaptación. (Nota de esta ed. digital) < <

[23] A este cambio en la dirección del proceso de adaptación —atribuible a un «cambio en la dirección de las fuerzas (o presiones) adaptativas»— es lo que en inglés se ha denominado *co-optation*, término que en los años 60 adquirió la acepción de «tomar la posesión o apropiarse de algo para un propósito nuevo o diferente» (véase el *Merriam-Webster Dictionary*). Diéguez usará el verbo español *cooptar* con esta acepción inglesa en el capítulo 12. (Nota de esta ed. digital) < <

[24] En el mismo artículo dice Woodward:

> … una intervención en X (con respecto a Y) es un proceso causal que cambia directamente el valor de X de tal manera que, si ocurriera un cambio en el valor de Y, ocurriría sólo a través del cambio en el valor de X y no de otra manera.

Woodward define la intervención como «un proceso causal exógeno que cambia alguna variable de interés X de tal manera que cualquier cambio en alguna segunda variable Y ocurre enteramente como resultado del cambio en X» («Explanation and Invariance in the Special Sciences», *Brit. J. Phil. Sci.* 51 [2000], 197–254). En otro lugar del artículo dice:

> Heurísticamente, uno puede pensar en una intervención como una idealización de una manipulación experimental llevada a cabo sobre alguna variable X con el fin de determinar si los cambios en X están causal o nomológicamente relacionados con cambios en alguna otra variable Y. Sin embargo, como veremos en breve, cualquier proceso, involucre o no a seres humanos o sus actividades, se calificará como intervención siempre que tenga las características causales adecuadas. La idea que queremos captar es más o menos ésta: una intervención sobre alguna variable X con respecto a alguna segunda variable Y es un proceso causal que cambia X de una manera apropiadamente exógena, de modo que si un cambio en Y ocurre, ocurre sólo en virtud del cambio en X y no como resultado de algún otro conjunto de factores causales.

(Nota de esta ed. digital) < <

[25] No existe esta referencia en la Bibliografía. (Nota de esta ed. digital) < <

[26] Dicho de otro modo: «porque no hay razones *prima facie* para considerar las funciones como subordinadas a diseños particulares, los sistemas biológicos deberían verse como realizables en múltiples formas materiales». «Multiple Realizability as a design heuristic in biological engineering», Rami Koskinen, Philosophy of the Life Science, vol. 9 (2019). (Nota de esta ed. digital) < <

[27] No hay referencia en la bibliografía a *Introduction to the Philosophy of Science: Cutting Nature at its Seams* (Oxford University Press, 1997) de Robert Klee. (Nota de esta ed. digital) < <

[28] El texto original en la edición publicada es:

… trata de recoger el uso que de la noción de especie…

(Nota de esta ed. digital) <<

[29] Calco del inglés *code for* [«codificar para/por»]. El verbo *code* «ha adquirido» la preposición *for*, que «no necesitaba» en obras de genética de los años 50 y 60. (Nota de esta ed. digital) < <

[30] La P proviene de Preformacionismo [«Gene-P is the expression of a kind of instrumental preformationism (thus the “P»)”]. (Nota de esta ed. digital) < <

[31] Diéguez en la Fe de erratas elimina un «que» y un «como». El texto de la edición escrita es:

> Algunos psicólogos evolucionistas **que** han escrito en ocasiones sobre ciertos temas como si olvidaran esto, pero es inevitable que vean en la acusación global de determinismo, aplicada a todos ellos, **como** una crítica desmesurada…

(Nota de esta ed. digital) <<

[32] No existe esta referencia en la Bibliografía. Puede referirse a «Evolutionary psychology: The academic debate», *Science in Context* 19(2), 269–293. (Nota de esta ed. digital) < <